



**HAL**  
open science

# Dynamique d'un modèle neuronal, synchronisation et complexité

Nathalie Corson

► **To cite this version:**

Nathalie Corson. Dynamique d'un modèle neuronal, synchronisation et complexité. Mathématiques [math]. Université du Havre, 2009. Français. NNT : . tel-00453912v1

**HAL Id: tel-00453912**

**<https://theses.hal.science/tel-00453912v1>**

Submitted on 5 Feb 2010 (v1), last revised 19 Feb 2010 (v2)

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# UNIVERSITÉ DU HAVRE

Laboratoire de Mathématiques Appliquées du Havre

## THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DU HAVRE

Discipline : Mathématiques

Nathalie CORSON

le 02 décembre 2009

---

DYNAMIQUE D'UN MODÈLE NEURONAL,  
SYNCHRONISATION ET COMPLEXITÉ

---

**Rapporteurs :**

Guanrong (Ron) CHEN	Professeur à City University of Hong Kong
René LOZI	Professeur à l'Université de Nice Sophia-Antipolis

**Examineurs :**

Cyrille BERTELLE	Professeur à l'Université du Havre
Pierre COLLET	Directeur de recherche à l'École Polytechnique, Paris
Jean-Pierre FRANÇOISE	Professeur à l'Université de Paris VI
Adnan YASSINE	Professeur à l'Université du Havre

**Directeur :**

Moulay AZIZ-ALAOUI	Professeur à l'Université du Havre
--------------------	------------------------------------



# TABLE DES MATIÈRES

<b>Table des matières</b>	<b>i</b>
<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>I Neurones et Modélisation</b>	<b>5</b>
<b>1 Neurones</b>	<b>7</b>
1.1 Le neurone, une cellule nerveuse . . . . .	7
1.2 La nature électrique de l'information nerveuse . . . . .	9
<b>2 Modélisation</b>	<b>19</b>
2.1 Le modèle de Hodgkin-Huxley . . . . .	20
2.2 Le modèle de Fitzhugh-Nagumo . . . . .	24
2.3 Les modèles de Hindmarsh-Rose . . . . .	26
<b>II Dynamique et Bifurcations</b>	<b>31</b>
<b>3 Modèle de Hindmarsh-Rose - 2D</b>	<b>33</b>
3.1 Étude des points fixes . . . . .	34
3.2 Existence et direction d'une bifurcation de Hopf . . . . .	37
<b>4 Modèle de Hindmarsh-Rose - 3D</b>	<b>45</b>
4.1 Dissipativité . . . . .	46
4.2 Étude des points fixes . . . . .	47
4.3 Dynamique asymptotique . . . . .	52
4.4 Existence et direction d'une bifurcation de Hopf . . . . .	65
4.5 Existence d'une orbite homocline . . . . .	80

<b>III Réseaux et Synchronisation</b>	<b>89</b>
<b>5 Introduction et généralités</b>	<b>91</b>
5.1 Neurones + Interactions = Réseaux . . . . .	91
5.2 Un axe d'étude : la synchronisation . . . . .	93
5.3 Généralités sur la synchronisation de systèmes chaotiques . . . . .	95
5.4 Stabilité de la variété de synchronisation . . . . .	108
<b>6 Synchronisation complète - <i>HR</i></b>	<b>115</b>
6.1 Introduction . . . . .	115
6.2 Réseau complet . . . . .	119
6.3 Différentes topologies de réseaux . . . . .	129
<b>7 Synchronisation de bursts - <i>HR</i></b>	<b>143</b>
7.1 Introduction . . . . .	143
7.2 Motivations . . . . .	144
7.3 Détection et synchronisation des bursts . . . . .	156
<b>Conclusion et Perspectives</b>	<b>168</b>
<b>IV Annexes</b>	<b>175</b>
<b>Bibliographie</b>	<b>217</b>
<b>Index</b>	<b>223</b>

# INTRODUCTION

Apparu au cours du *XX*<sup>ème</sup> siècle, le terme *neurosciences*, est utilisé pour désigner l'ensemble des sciences qui permettent l'étude du fonctionnement du système nerveux. Si le système nerveux a, dans un premier temps, intéressé principalement les biologistes et les médecins, d'autres disciplines scientifiques, telles que la chimie, la psychologie, l'informatique, la physique ou encore les mathématiques, ont permis l'essor des neurosciences et ont ainsi contribué à l'étude du système nerveux. Parmi ces disciplines, certaines s'intéressent à des éléments constituant le système nerveux pour essayer de comprendre leur fonctionnement individuel avant de les faire interagir pour aller progressivement vers la compréhension du tout. D'autres, au contraire, s'intéressent au comportement global du système nerveux afin de comprendre comment il est constitué et organisé. Cependant, quelle que soit l'approche choisie, il est important de préciser l'échelle à laquelle on s'intéresse.

Dans ce travail, nous nous sommes d'abord intéressés au fonctionnement d'un constituant du système nerveux, le *neurone*. Comme la plupart des phénomènes naturels, physiques ou biologiques par exemple, le fonctionnement d'un neurone peut être représenté par des équations décrivant l'évolution de ses caractéristiques principales dans le temps ou par rapport à un autre paramètre. Cette représentation, appelée *modèle*, n'est possible que lorsque les mécanismes fondamentaux, régissant le phénomène étudié, sont connus. C'est pourquoi la première partie de ce travail consiste, tout d'abord, à comprendre les processus de base intervenant dans la transmission de l'information au sein d'un neurone. On doit le premier modèle mathématique décrivant le comportement d'un neurone à Hodgkin et Huxley. C'est la découverte dans les années cinquante des principaux mécanismes ioniques qui régissent le fonctionnement électrique d'un neurone qui leur a permis de mettre en équation l'évolution des différents acteurs de ces mécanismes. Ce modèle a par la suite été simplifié, mais également généralisé et le modèle de Hindmarsh-Rose est l'un des systèmes qui en découlent. C'est sur le système de Hindmarsh-Rose, qui reproduit la plupart des fonctionnements classiques des neurones, tels que les oscillations en salves ou l'émission régulière de potentiels d'action, que nous avons concentré notre travail.

La seconde partie de ce document repose sur l'étude de la dynamique des modèles de Hindmarsh-Rose à deux et trois équations. Tout d'abord, nous nous intéressons à l'étude des points critiques, avant de nous interroger sur la dynamique asymptotique et l'analyse qualitative de ces modèles. Cette étude permet dans un premier temps de déterminer des plages de paramètres pour lesquelles le comportement d'un neurone est stationnaire, périodique ou encore chaotique. Ce travail est effectué en partie grâce à l'utilisation de différents outils numériques, tels que les diagrammes de bifurcations, les exposants de Lyapunov ou les maxima locaux successifs. Ces observations nous ont conduit, dans un second temps, à l'étude de l'existence de certaines bifurcations apparaissant sous l'effet de la variation de certains paramètres, telle que la bifurcation de Hopf qui s'avère importante dans l'étude de systèmes oscillatoires.

Si l'étude proposée dans la seconde partie permet de comprendre certains comportements transitoires et asymptotiques d'un modèle neuronal individuel pour des valeurs de paramètres fixées ou non, elle conduit tout naturellement à se demander ce qu'il en est d'un réseau constitué de plusieurs de ces neurones couplés. Nous considérons donc dans une troisième partie un ensemble de systèmes de Hindmarsh-Rose couplés. Nous nous plaçons dans différentes situations de couplage et nous nous intéressons à un phénomène particulier, la *synchronisation*. Dans un premier temps, nous nous intéressons à la synchronisation complète des neurones d'un réseau, caractérisée par le fait que les différentes entités en interaction ont le même comportement au même moment. Ainsi, différents types de réseaux sont considérés. Nous nous intéressons par exemple aux réseaux composés de neurones identiques tous couplés mutuellement les uns aux autres par des fonctions linéaires ou non-linéaires, à ces mêmes réseaux composés de neurones non-identiques, mais aussi à des réseaux de différentes topologies, dans lesquels les neurones sont couplés unidirectionnellement ou bidirectionnellement par des fonctions de couplage linéaires ou non-linéaires. Ce travail est centré sur l'étude de l'évolution de la force de couplage nécessaire pour obtenir la synchronisation complète en fonction du nombre de neurones couplés ou du degré de chaque neurone au sein du réseau. Il apparaît ainsi que certaines lois heuristiques émergent du couplage de plusieurs neurones.

L'étude précédente a permis de mettre en évidence quelques difficultés ou contraintes. Ainsi, par exemple, lorsque des neurones sont couplés non-linéairement, la synchronisation complète entre différents neurones ne peut se faire que si ces neurones ont le même nombre de connexions entrantes. De plus, si les neurones sont couplés unidirectionnellement, un phénomène particulier est mis en évidence, la *synchronisation de bursts*. Ce type de synchronisation, caractérisé par le fait que l'émission des bursts des différents neurones débute au même moment, sans tenir compte de l'amplitude ou de la longueur de ces bursts, est donc le sujet du dernier chapitre. Si dans certains cas, la synchronisation complète a lieu, il est important de noter que pour des valeurs de forces

---

de couplage parfois très inférieures, la synchronisation de bursts peut survenir.



**Première partie**

**Neurones et Modélisation**



## NEURONES

---

1.1	Le neurone, une cellule nerveuse . . . . .	7
1.2	La nature électrique de l'information nerveuse . . . . .	9
1.2.1	Au repos . . . . .	10
1.2.2	Stimulus et activité . . . . .	11
1.2.3	Le potentiel d'équilibre . . . . .	15
1.2.4	Propagation de l'influx nerveux . . . . .	16

---

### 1.1 Le neurone, une cellule nerveuse

Le mot *neurone*, d'origine grecque, désigne l'unité fondamentale du système nerveux. Malgré une diversité de dimensions et de formes, ces unités fondamentales sont toutes des cellules nerveuses constituées d'un corps cellulaire, dont la taille varie de  $4\mu$  à  $130\mu$ , prolongé d'un côté par des dendrites et de l'autre par un axone, lui-même prolongé par des terminaisons axonales, comme il est présenté par la figure 1.1.

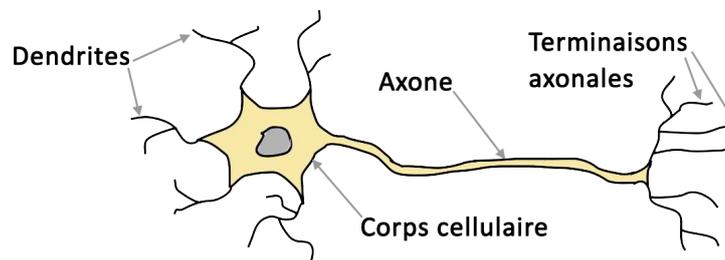


FIG. 1.1: Schéma d'un neurone.

Comme toutes les cellules, un neurone forme un compartiment microscopique - véritable usine de complexité - dont le corps cellulaire contient un cytoplasme, un noyau et une membrane plasmique.

Dans le **cytoplasme** se trouvent des organites cellulaires, entourés ou non d'une membrane, flottant dans un liquide appelé cytosol et ayant chacun des fonctions propres.

Le **noyau** est indispensable à la vie. C'est lui qui contient la majeure partie de l'information héréditaire. Cette information est contenue dans un fin réseau de filaments, la chromatine, qui donne naissance, en se condensant, aux chromosomes. Le noyau se trouve en général presque au centre de la cellule et est enveloppé dans une membrane, la membrane nucléaire, qui est perforée de trous, les pores nucléaires. Ces pores sont les lieux de passage, entre le noyau et le cytoplasme, de matériaux indispensables dans le rôle qu'assure le noyau dans la cellule.

La **membrane cellulaire**, ou membrane plasmique, délimite le contour des cellules et donc le contour de tout le neurone, des dendrites aux terminaisons axonales. Elle se compose d'une double couche de molécules lipidiques possédant une tête hydrophile et une queue hydrophobe (figure 1.2).

Les **dendrites** constituent des prolongements du corps cellulaire. Au niveau des dendrites, mais aussi du corps cellulaire, se trouvent les jonctions où les informations provenant d'autres neurones sont reçues. Les dendrites augmentent donc la surface membranaire disponible pour l'arrivée de ces informations.

L'**axone** est un prolongement unique qui provient du corps cellulaire. Sur son trajet, l'axone peut donner naissance à des branches collatérales. La longueur de l'axone est variable, atteignant parfois un mètre. Il peut aussi être très court et entrer presque immédiatement en liaison avec d'autres cellules. L'axone, ainsi que ses collatérales, se termine par de petits renflements (terminaisons axonales) vers une autre cellule (nerveuse

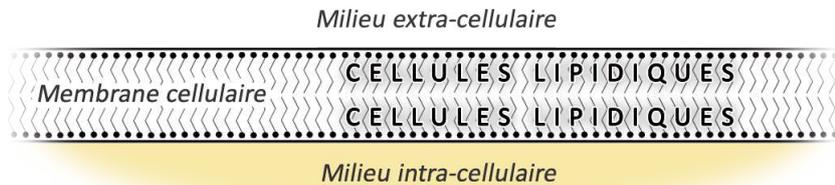


FIG. 1.2: Schéma d'une membrane de neurone, composée d'une double couche de cellules lipidiques.

ou musculaire).

L'espace entre les membranes de deux cellules nerveuses est dit *espace synaptique*. L'ensemble des membranes et l'espace synaptique constituent une *synapse*. C'est à cet endroit que se fait la transmission de l'influx nerveux d'un neurone à l'autre.

Les neurones peuvent être classés selon leur morphologie ou selon leur fonction.

Si l'on s'intéresse au type de prolongement cellulaire, nous pouvons retrouver, par exemple, les cellules multipolaires qui possèdent plusieurs prolongements, les cellules bipolaires qui ne possèdent qu'un seul prolongement dendritique et un axone, implantés chacun à un pôle différent, ou encore les cellules unipolaires, avec un seul prolongement issu du corps cellulaire, qui se divise ensuite, non loin du corps cellulaire, en deux branches, l'une est le dendrite, l'autre est l'axone.

Une classification selon leur fonction distingue les neurones *efférents* aussi appelés neurones moteurs ou motoneurones, qui transmettent les ordres à partir du système nerveux central vers les cellules exécutrices, des neurones *afférents* aussi appelés neurones sensitifs, qui transmettent les informations à partir des récepteurs vers le cerveau ou la moelle épinière, ou encore des interneurones aussi appelés neurones d'association, qui représentent environ 99% de la totalité des cellules nerveuses. Ces derniers s'interposent entre les neurones afférents et les neurones efférents. Leur rôle est de recevoir les informations sensibles et de les relayer vers les neurones qui véhiculent ensuite les réponses appropriées. Ils sont localisés dans le système nerveux central.

## 1.2 La nature électrique de l'information nerveuse

Le neurone est une cellule de "messagerie". Les messages donnés ou reçus sont transportés par l'intermédiaire d'un influx nerveux. Dès la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle, Galvani montrait que l'information nerveuse était de nature électrique. Il contractait en

effet un muscle en appliquant un courant électrique sur son nerf. Au début du XX<sup>ème</sup> siècle, Adrian démontrait la nature du message nerveux spontané et le fait qu'une contraction musculaire s'accompagne d'une activité électrique. Ainsi les nerfs et les muscles en activité donnent naissance à des signaux électriques. Ces éléments capables d'émettre ces signaux sont eux-mêmes excitables. Ils répondent par un signal électrique à une stimulation électrique. L'*excitabilité* est la propriété à la base de leur fonctionnement.

Comprendre l'influx nerveux et son mode de propagation nécessite donc la connaissance des phénomènes électriques et chimiques qui lui donnent naissance.

Le système nerveux peut être comparé à un circuit électrique. On appuie sur le commutateur d'une lampe, le circuit électrique est activé et la lampe s'allume. De la même façon, le neurone, cellule excitable, produit un influx nerveux en réponse à une excitation appelée *stimulus*. Cet influx emprunte un chemin qui peut être constitué d'un ou de plusieurs neurones. Arrivé à destination, l'influx nerveux agit sur la cible et l'ordre est exécuté.

On mesure l'activité des neurones par des techniques d'électrophysiologie, principalement par la technique de courant imposé (voltage-clamp). Elle simule au mieux les conditions physiologiques normales. Pendant un enregistrement neurophysiologique de courant imposé, le potentiel de membrane du neurone varie tandis que le courant est contrôlé par l'expérimentateur. Notons que les termes *voltage*, *tension*, *potentiel* ou *différence de potentiel* sont équivalents.

### 1.2.1 Au repos

Il existe dans l'organisme des particules chargées électriquement, les ions. Ceux qui nous intéressent ici sont les ions *sodium* ( $Na_+$ ), les ions *potassium* ( $K_+$ ) et les ions *chlore* ( $Cl_-$ ). Les ions  $Na_+$  et  $K_+$  sont chargés positivement, l'ion  $Cl_-$  est chargé négativement. Positivité et négativité sont appelées *polarités*.

Il est aussi bien connu que les charges de même polarité se repoussent tandis que les charges de polarités opposées s'attirent. Le milieu intracellulaire, tout comme le milieu extracellulaire contient de nombreuses particules chargées. Ces deux secteurs sont séparés l'un de l'autre par la membrane plasmique. La répartition des charges entre ces deux milieux est différente (figure 1.3) et joue un rôle fondamental dans la fonction cellulaire.

Dans toute cellule il existe une inégalité des ions de part et d'autre de la membrane plasmique. Cette inégalité explique l'existence d'un *potentiel membranaire* ou *potentiel de membrane*. Les ions potassium  $K_+$  sont les ions préférentiels du milieu intracellulaire, les ions sodium  $Na_+$  sont ceux du milieu extracellulaire.

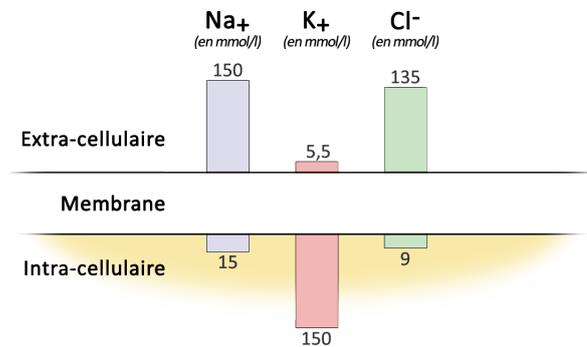


FIG. 1.3: Concentration ionique au repos (en mmol/l).

Si l'on place l'extrémité d'une microélectrode dans une cellule nerveuse, il est possible d'enregistrer une différence de potentiel (ddp) par rapport au milieu extérieur d'environ  $70mV$ . Cette différence de potentiel, appelée *potentiel de repos*, est variable d'une cellule à l'autre et est caractéristique de toutes les cellules vivantes. L'intérieur de la cellule est négatif par rapport à l'extérieur, ce qui s'exprime par un potentiel de repos, ou potentiel membranaire égal à  $-70mV$  (figure 1.4).

La membrane neuronale au repos peut donc être considérée comme une pile électrique, génératrice de courant, dont le pôle négatif serait situé à l'intérieur de la cellule et le pôle positif à l'extérieur.

### 1.2.2 Stimulus et activité

L'activité d'un neurone est provoquée par un *stimulus*, qui peut être très variable. Il peut par exemple être conscient ou inconscient. En effet, de nombreuses réactions de notre organisme se produisent sans le concours de notre volonté (battements cardiaques, mouvements intestinaux, réaction à la douleur brutale...), mais beaucoup aussi résultent d'un ordre volontaire (les différents mouvements de notre corps par exemple). La nature de l'excitant est donc très variable. Dans tous les cas cependant, le stimulus

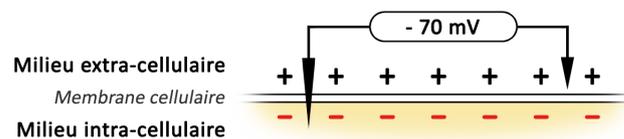


FIG. 1.4: Mesure du potentiel de repos.

doit être suffisamment intense pour déclencher le passage de l'influx nerveux. On trouve par exemple des stimuli thermiques, mécaniques, chimiques, électriques.

Sous l'effet d'un stimulus suffisamment important, un *potentiel d'action* va naître. Il correspond à des changements transitoires du potentiel membranaire à partir de son niveau de repos, qui constituent des signaux électriques donnant naissance à l'influx nerveux. Des stimuli d'intensité supérieure aux stimuli seuil déclenchent un potentiel d'action de même amplitude. En effet, lorsque le stimulus seuil est atteint, les phénomènes membranaires ne dépendent plus de la force du stimulus, c'est la *loi du tout ou rien*. Le potentiel d'action est une vague d'inversion de la polarité électrique de part en part de la membrane cellulaire passant d'environ  $-70mV$  à environ  $+40mV$ .

Cette inversion de polarité est provoquée par des mouvements d'ions à travers la membrane cellulaire grâce à des canaux ioniques.

### Les canaux ioniques

Les mouvements des ions à travers la membrane ne se font qu'au niveau de protéines transmembranaires spécialisées, les *canaux ioniques*. En effet, la couche bilipidique est imperméable aux ions ainsi qu'à la plupart des protéines polaires, hydrophiles (voir figure 1.5). La membrane assure continuellement, grâce à des *canaux ioniques*, une régulation stricte du passage des ions et des molécules entre les deux milieux. Le déplacement d'un ion qui le traverse se fait dans le sens de son gradient électrochimique. Si ce gradient s'annule, le mouvement transmembranaire s'arrête et s'il s'inverse, le mouvement s'inverse également.

Il existe deux types de canaux. Certains restent toujours ouverts et contribuent donc à établir le *potentiel de repos*, tandis que l'ouverture d'autres canaux est déterminée par le potentiel transmembranaire, d'où leur nom de *canaux voltage-dépendants*. Ces canaux ioniques voltage-dépendants ont un nombre important de propriétés qui déterminent leur activité. Pour pouvoir répondre à un stimulus, ils doivent posséder certains types

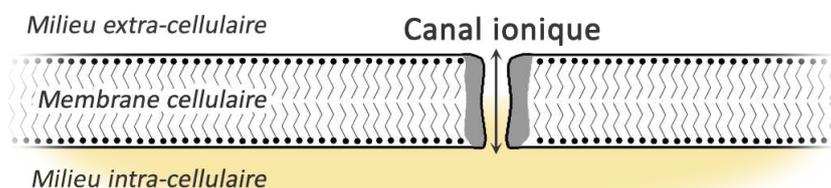


FIG. 1.5: Schéma d'un canal ionique au cœur de la membrane d'un neurone.

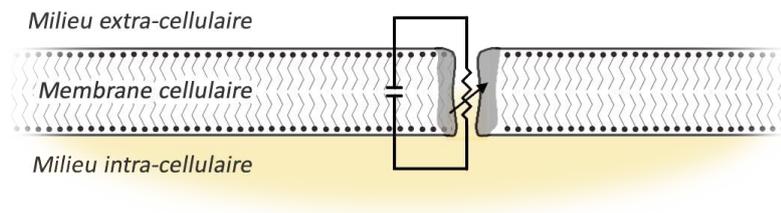


FIG. 1.6: La membrane cellulaire vue comme une pile électrique. Le canal ionique peut être vu comme une résistance variable.

de capteurs de différences de potentiel qui, lorsqu'ils sont déclenchés, peuvent ouvrir le canal. Ce taux d'activation est variable en fonction du type de canal étudié.

Nous avons vu que la membrane neuronale au repos pouvait être considérée comme une pile électrique, dont le pôle négatif serait situé à l'intérieur de la cellule et le pôle positif à l'extérieur. Dans cette analogie, les canaux ioniques peuvent être vus comme des résistances variables en fonction de leur ouverture ou fermeture (voir figure 1.6).

Comme la plupart des canaux ont une perméabilité significativement plus élevée pour un ion en particulier, ils ont été identifiés et classifiés par rapport à leur propriété de sélectivité ionique. Ainsi, certains canaux sont sélectifs au sodium, au calcium, au potassium ou au chlore, tandis que d'autres sont moins sélectifs.

Parmi les canaux ioniques toujours ouverts, on retrouve par exemple les canaux à chlorure qui permettent un passage permanent des ions  $Cl^-$ .

Les canaux sodiques et potassiques sont quant à eux voltage-dépendants. Ils furent les premiers canaux ioniques transmembranaires identifiés par *Alan Lloyd Hodgkin* et *Andrew Fielding Huxley* dans l'axone géant de calmar.

La circulation des ions à travers la membrane cellulaire dépend de la *conductance*,  $g$ , des canaux, qui correspond à sa perméabilité au passage des ions.

Ainsi, la quantité d'ions qui circulent à travers les canaux dépend à la fois du nombre de canaux, de la probabilité d'ouverture d'un canal qui dépend du potentiel de membrane et de la conductance unitaire.

### Le potentiel d'action

Au repos, le potentiel de membrane d'un neurone est d'environ  $-70mV$ . Le gradient électrostatique est plus positif à l'extérieur de la membrane qu'à l'intérieur. Un stimulus dépolarise légèrement la membrane. Si le potentiel de membrane atteint alors le potentiel seuil, un potentiel d'action est déclenché. Le potentiel seuil représente la limite minimale à laquelle suffisamment de canaux à sodium ( $Na_+$ ) peuvent s'ouvrir. L'ou-

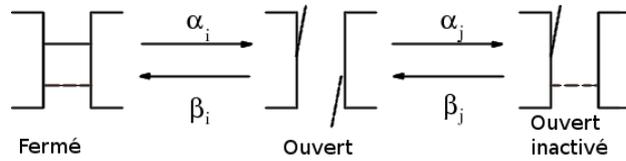


FIG. 1.7: Schéma d'un canal sodique, passant de l'état ouvert à l'état fermé puis à l'état ouvert mais inactivé. Les canaux sodiques répondent immédiatement à un stimulus, ce qui signifie que leur activation est rapide. Après environ 1ms, le canal sodique se ferme. Ces canaux fermés ne peuvent pas s'ouvrir à nouveau instantanément. On dit qu'ils sont inactivés. Ils le restent jusqu'à ce que le potentiel membranaire soit retourné au potentiel de repos, c'est à dire lorsque le canal revient à l'état fermé mais potentiellement excitable. Les coefficients  $\alpha_{i,j} \in [0, 1]$  et  $\beta_{i,j} \in [0, 1]$  sont les probabilités de passage d'un état à un autre.

ouverture des canaux  $Na_+$  permet l'entrée de nombreux ions  $Na_+$  dans le neurone. Cette entrée d'ions chargés positivement change rapidement la polarité de la membrane vers des valeurs plus positives. On dit que la membrane se *dépolarise*. La dépolarisation peut atteindre environ  $+40mV$  et le gradient statique s'inverse. L'entrée d'ions  $Na_+$  diminue puisque la force statique s'oppose au gradient chimique des ions  $Na_+$ . Sous l'influence de la dépolarisation de la membrane, plusieurs canaux ioniques à potassium ( $K_+$ ) s'ouvrent. Le gradient électrostatique de la membrane dépolarisée et le gradient chimique des ions  $K_+$  vont maintenant dans la même direction (vers l'extérieur). Ils permettent la sortie massive d'ions  $K_+$ . Les canaux sodiques s'inactivent alors, ce qui bloque l'entrée des ions  $Na_+$  (voir figure 1.7). Cependant, les canaux potassiques, plus lents à se fermer, laissent toujours sortir des ions  $K_+$  en grand nombre (voir figure 1.8). Cette sortie massive d'ions  $K_+$  chargés positivement rend l'extérieur de la membrane plus positif et l'intérieur plus négatif. La membrane se *repolarise*. Comme les canaux  $K_+$  réagissent lentement, trop d'ions  $K_+$  sortent et le potentiel membranaire passe sous le potentiel de repos. La membrane s'*hyperpolarise* le temps que la plupart des canaux potassiques se referment, que le gradient chimique des ions  $K_+$  et le gradient électrostatique se rééquilibrent. Pendant ce temps, les canaux sodiques, inactivés pendant le potentiel d'action, se rechargent pour reprendre une configuration *fermée mais activable*. Puisque les canaux sodiques sont inactivés, il est très difficile de stimuler le neurone pour avoir un autre potentiel d'action immédiatement. Cette période est donc appelée *période réfractaire*. On peut observer ces étapes figure 1.9.

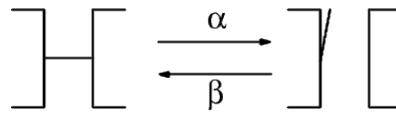


FIG. 1.8: Schéma d'un canal potassique passant de l'état fermé à l'état ouvert. Un canal potassique subit un délai d'environ 0.5ms après la dépolarisation de la membrane avant de s'ouvrir. Les coefficients  $\alpha \in [0, 1]$  et  $\beta \in [0, 1]$  sont les coefficients de passage d'un état à un autre.

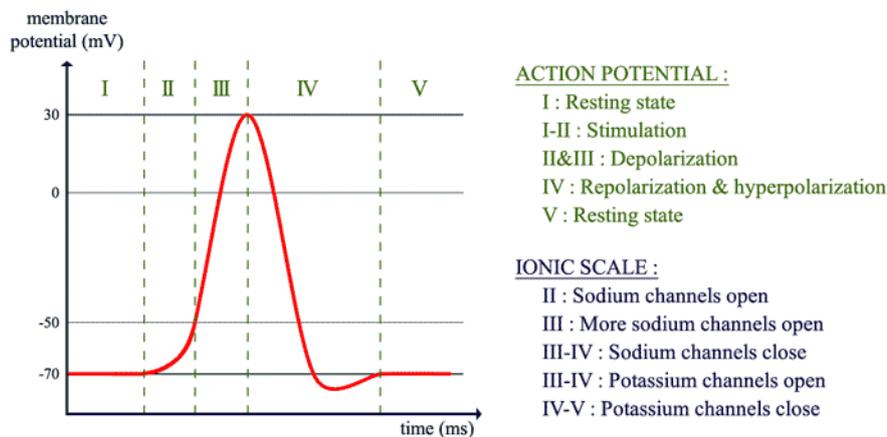


FIG. 1.9: Évolution du potentiel de membrane dans le temps lors de l'émission d'un potentiel d'action.

### 1.2.3 Le potentiel d'équilibre

La double couche lipidique d'une membrane cellulaire représente une couche isolante extrêmement fine qui sépare des solutions conductrices internes et externes. Un écart si étroit entre deux conducteurs forme un condensateur électrique. Sa capacité ( $C$ ), donnée en Farad ( $F$ ) est mesurée par la quantité de charge  $Q$  que l'on doit transférer d'un conducteur à l'autre pour établir un potentiel donné,

$$C = \frac{Q}{V}$$

où  $V$  est le potentiel de membrane.

La propriété principale d'un condensateur est de stocker ou restituer une charge électrique dont la valeur est proportionnelle à la tension appliquée. La variation du poten-

tiel sous un courant  $I_C$  est obtenu par l'équation différentielle,

$$\frac{dV}{dt} = \frac{I_C}{C}$$

À l'état d'équilibre, les forces thermiques compensent les autres forces existantes. Les flux dans un sens ou dans l'autre dans les mécanismes de transport microscopique et les réactions chimiques sont égaux.

En 1988, une relation entre les concentrations et les différences d'énergie a été obtenue. Elle est appelée *équation de Nernst* et est donnée par,

$$E_S = \frac{RT}{ZF} \ln \left( \frac{[S]_{ext}}{[S]_{int}} \right)$$

$E_S$  ainsi défini est le *potentiel d'équilibre*, *potentiel de Nernst*, ou *potentiel d'inversion* relatif à l'ion  $S$ , les quantités  $[S]_{ext}$  et  $[S]_{int}$  sont les concentrations d'ion  $S$  de part et d'autre de la membrane cellulaire. Le paramètre  $R$  est la constante des gaz parfaits,  $R = 8,314 J.K^{-1}.Mol^{-1}$ ,  $T$  est la température en Kelvin,  $F$  est la constante de Faraday en Coulomb,  $F = 9600 C$  et  $Z$  est l'électrovalence, constante pour chaque type d'ion, par exemple,  $Z(K_+) = +1$ ,  $Z(Na_+) = -1$ .

Ce potentiel est donc le potentiel de membrane pour lequel la concentration d'un ion s'équilibre entre le milieu intra-cellulaire et le milieu extra-cellulaire. On a donc par exemple, dans le cas de l'ion potassium,

$$E_K = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{[K]_{ext}}{[K]_{int}}$$

Dans la suite, nous utiliserons les potentiels d'équilibre suivants,

$E_{Na} = 55 mV$ ; pour un potentiel membranaire au-dessous de  $55 mV$ , le sodium entre dans la cellule et lorsque le potentiel de membrane atteint l'équilibre du sodium, c'est à dire lorsqu'il dépasse  $55 mV$ , le sodium sort de la cellule.

$E_K = -90 mV$ ; pour un potentiel de membrane au dessous de  $-90 mV$ , le potassium entre dans la cellule et lorsque le potentiel de membrane atteint l'équilibre de potassium, c'est à dire lorsqu'il dépasse  $-90 mV$ , le potassium sort de la cellule.

$E_L = -50 mV$ ; où  $L$  est la notation pour *leak*, c'est à dire "fuite", qui concerne les ions circulant dans les canaux non voltage-dépendants et qui sont de fait toujours ouverts. C'est le potentiel d'équilibre de fuite.

#### 1.2.4 Propagation de l'influx nerveux

L'influx nerveux, comme tout courant électrique, possède la propriété de *conductibilité*, qui obéit à certaines lois. Tout d'abord, la loi de la *conduction sans décrement*, qui

implique que l'influx nerveux possède la même intensité tout au long de son parcours. Ensuite, la loi d'*intégrité de l'organe*, qui implique que le neurone doit être anatomiquement intègre pour transmettre l'influx. Enfin, la loi de *conductibilité isolée*, qui implique que chaque fibre est indépendante et fonctionne pour son propre compte.

Sur un neurone isolé, l'influx est a priori capable de cheminer dans les deux sens. En pratique, cela n'est pas le cas car les parties de la membrane, qui viennent juste de subir un potentiel d'action, sont réfractaires et donc incapables d'en assurer un autre. Ainsi, la seule direction possible de l'influx est celle qui s'éloigne du site de stimulation initiale.

La stimulation initiale se produisant au niveau des dendrites ou du corps cellulaire, la propagation unidirectionnelle de l'influx le long de la membrane excitable se fait toujours de l'extrémité des dendrites vers le corps du neurone (direction *cellulipète*) et du corps du neurone vers l'axone (direction *cellulifuge*).

La vitesse de l'influx nerveux le long de la membrane dépend du diamètre de la fibre. Plus le diamètre est grand et plus la conduction de l'influx est rapide. Chez un sujet de taille moyenne, le parcours "tête - pieds" s'effectue en environ 4 *sec* pour une vitesse de 1.6 *km/h* et 10 *ms* pour une vitesse de 640 *km/h*.

La transmission de l'influx nerveux d'un neurone à l'autre est possible par l'intermédiaire de *synapses*. Cette notion est abordée plus précisément dans la dernière partie qui traite des réseaux composés de plusieurs neurones.



## MODÉLISATION

---

2.1	Le modèle de Hodgkin-Huxley . . . . .	20
2.2	Le modèle de Fitzhugh-Nagumo . . . . .	24
2.3	Les modèles de Hindmarsh-Rose . . . . .	26
2.3.1	Modèle à deux équations (1982) . . . . .	26
2.3.2	Modèle à deux équations (1984) . . . . .	28
2.3.3	Modèle à trois équations (1984) . . . . .	28

---

Le mot *modèle* vient de l'italien *modello* (mot d'origine latine *modellus*), terme utilisé dans le domaine des Beaux-Arts au XVII<sup>e</sup> siècle. Il est alors employé dans le sens d'une représentation miniature de ce qui sera construit en grand. Au cours des siècles il signifiera objet référent, puis idéal à imiter. L'emploi technico-scientifique du terme ne date que des années cinquante. Il se répand alors aussi bien en sciences physiques, chimiques, qu'en sciences humaines et sociales.

Un modèle est un outil de description qui se réfère souvent à un phénomène de la "réalité". Il peut servir à comprendre ou à analyser, dans un mode de représentation choisi, les faits "importants" du phénomène. Un modèle est donc conçu par rapport à un mode de compréhension ou une analyse cible. Il peut être physique, cartographique, électrique, ou encore mathématique. Dans ce dernier cas, la réalité est ainsi traduite en grandeurs de référence (par exemple la pression, la température, ...) et en relations entre ces grandeurs. Ainsi, l'évolution de nombreux systèmes physiques ou biologiques, par exemple, peut être relativement bien décrite par des modèles mathématiques composés d'un ensemble d'équations différentielles ordinaires, d'équations aux dérivées partielles ou en-

core d'équations à retard. Tel a été le cas du fonctionnement des neurones, qui dès les années cinquante, a pu être modélisé par des équations différentielles ordinaires.

Dans ce chapitre, nous présentons le premier système d'équations différentielles décrivant un influx nerveux, écrit en 1952 par Hodgkin et Huxley [44]. Ce modèle a été proposé à partir d'expériences réalisées sur un axone géant de calmar et fut par la suite la base de nombreux autres, comme on peut le voir dans [46, 47, 54]. Le modèle simplifié par Fitzhugh en 1961 [24] est l'un d'eux. Ce dernier, aussi appelé modèle de Fitzhugh-Nagumo est présenté ici dans une deuxième partie. Viennent ensuite les modèles de Hindmarsh et Rose, l'un datant de 1982 [38] et l'autre de 1984 [39, 40], qui ont pour objectif de modifier le modèle de Fitzhugh-Nagumo afin que les résultats obtenus de l'étude de ces modèles soient plus proches de ceux observés dans de vrais neurones. En effet, suite à ces modifications, le modèle obtenu permet de reproduire la plupart des comportements observés dans les neurones, tels que les phénomènes lents-rapides d'oscillations en salves ou encore d'émissions régulières ou non de potentiels d'action (voir [25]).

### 2.1 Le modèle de Hodgkin-Huxley

En 1952, Hodgkin et Huxley ont établi un modèle qui décrit la cinétique empirique de l'influx nerveux. Ce modèle mesure les réponses électriques d'un neurone et prédit correctement les principales caractéristiques de l'excitabilité, comme l'allure du potentiel d'action, la vitesse de conduction. Dans cette partie, l'explication des différentes équations de ce modèle sera donnée.

Le courant ionique qui circule le long des axones est composé de deux principaux courants, le courant sodique,  $I_{Na}$  et le courant potassique,  $I_K$ . Le modèle de Hodgkin-Huxley propose des équations différentes pour les conductances des canaux à sodium et des canaux à potassium  $g_{Na}$  et  $g_K$ . Dans chacun des cas, il existe une limite supérieure à la conductance, donc  $g_{Na}$  et  $g_K$  sont exprimés comme la conductance maximale  $\bar{g}_{Na}$  et  $\bar{g}_K$ , multipliée par le coefficient représentant la conductance réellement exprimée. Ce coefficient est un chiffre compris entre 0 et 1. Toutes les propriétés cinétiques du modèle dépendent de ces coefficients multiplicateurs. Dans le modèle, les changements de conductance ne dépendent que du voltage et du temps et non de la concentration en ions  $Na_+$  et  $K_+$ , ou de la direction de circulation du courant. Toutes les expériences montrent que  $g_{Na}$  et  $g_K$  évoluent graduellement en fonction du temps, sans changements brusques, même lorsque le voltage monte à un niveau supérieur. Donc les coefficients doivent être des fonctions continues dans le temps.

Pour traverser la membrane, un ion est soumis à un gradient électrochimique, qui s'exprime par la différence de potentiel de membrane et le potentiel d'équilibre de l'ion

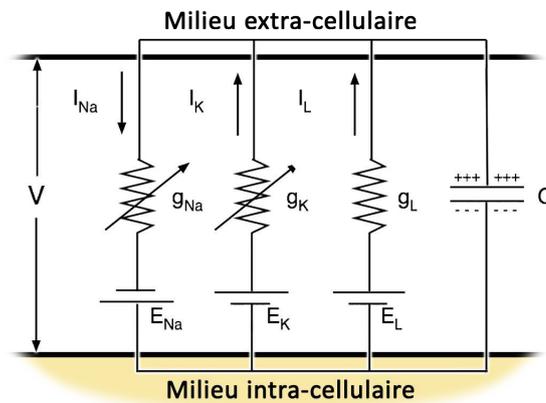


FIG. 2.1: La membrane cellulaire peut être vue comme un circuit électrique.

considéré. Le flux d'une espèce d'ion au travers de ses propres canaux est proportionnel à ce gradient électrochimique. Lorsque les canaux ioniques sont fermés, les ions ne peuvent pas passer de part et d'autre de la membrane. Mais lorsqu'ils sont activés, chaque canal ionique devient un passage ouvert par lequel les ions traversent la membrane cellulaire. Ce passage d'ions, qui n'est ni plus ni moins qu'un courant électrique traversant la membrane cellulaire, se fait dans le sens du gradient électrochimique de l'ion concerné.

Afin de reproduire une telle cinétique, Hodgkin et Huxley ont considéré que chacun des canaux devait être composé de quatre composants indépendants, chacun pouvant être ouvert ou fermé. Dans le cas des canaux à potassium, ces quatre composants seraient identiques avec une probabilité  $n$  d'être en position ouverte. La probabilité que les 4 composants soient ouverts est donc  $n^4$ . L'ouverture et la fermeture d'un canal potassique étant dépendantes du potentiel de membrane, ils ont considéré que chacun des composants passait de la position ouverte à la position fermée en fonction du potentiel de membrane. Ainsi, un composant passe de l'état fermé (de probabilité  $1 - n$ ) à l'état ouvert (de probabilité  $n$ ) suivant les coefficients  $\alpha_n$  et  $\beta_n$ , eux-mêmes dépendants du potentiel de membrane,

$$1 - n \xrightleftharpoons[\beta_n]{\alpha_n} n$$

Si la valeur initiale de  $n$  est connue, les valeurs suivantes de  $n$  dans le temps sont données par l'équation,

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(1 - n) - \beta_n n$$

Posons,

$$n_\infty = \frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n} \quad \text{et} \quad \tau_n = \frac{1}{\alpha_n + \beta_n}$$

$n_\infty$  n'est autre que la valeur  $n$  d'équilibre et  $\tau_n$  la constante de temps d'approche de cet équilibre. Tout comme  $\alpha_n$  et  $\beta_n$ , ces valeurs dépendent du potentiel de membrane. On peut alors réécrire l'équation décrivant l'évolution de  $n$  comme suit,

$$\frac{dn}{dt} = \frac{n_\infty - n}{\tau_n}$$

Soit  $I_K$  le flux potassique, c'est à dire la quantité d'ions  $K$  qui circulent à travers la membrane. Dans le modèle de Hodgkin-Huxley,  $I_K$  est donné par,

$$I_K = n^4 \bar{g}_K (V - E_K)$$

où  $V$  est le potentiel de membrane et  $E_K$  le potentiel d'équilibre des ions potassium ( $\bar{g}_K$  et  $n$  ont été définis précédemment).

Remarquons que si la conductance est nulle, les ions ne peuvent circuler, ce qui implique un courant nul. De plus, si le potentiel membranaire est égal au potentiel d'équilibre de l'ion, il n'y a plus de courant car alors il n'y a plus de circulation de l'ion qui a atteint son équilibre.

Hodgkin et Huxley ont utilisé un formalisme similaire pour décrire le courant sodique,  $I_{Na}$ . Cependant, dans le cas des canaux  $Na$ , il existe un état supplémentaire. En effet, comme il a été présenté figure 1.7, un canal à sodium peut être ouvert et actif, ouvert et inactif ou fermé. Afin de modéliser ces différents états, ils ont considéré qu'un canal sodique pouvait être composé de quatre composants, dont trois contrôlent l'ouverture et la fermeture, tandis que la dernière contrôle l'activation ou l'inactivation. Les trois composants contrôlant l'ouverture et la fermeture ont chacune une probabilité  $m$  d'être en position ouverte, tandis que le composant qui contrôle l'activation et l'inactivation a une probabilité  $h$  d'être en position active. Ainsi, la probabilité qu'un canal sodique soit ouvert et actif est  $m^3 h$ . Le modèle de Hodgkin-Huxley traite de l'ouverture ( $m$ ) et de l'activation ( $h$ ) indépendamment. Ces deux processus dépendent du potentiel de membrane.

Soit  $I_{Na}$  le flux sodique, c'est à dire la quantité d'ions  $Na$  qui circule à travers la membrane.  $I_{Na}$  est représenté par,

$$I_{Na} = m^3 h \bar{g}_{Na} (V - E_{Na})$$

où  $V$  est le potentiel de membrane et  $E_{Na}$  le potentiel d'équilibre des ions sodium.

Comme pour l'évolution de la variable  $n$  des canaux  $K$ , la transition de la position ouverte (de probabilité  $m$ ) ou fermée (de probabilité  $1 - m$ ) de chaque composant est donnée par les coefficients  $\alpha_m$  et  $\beta_m$ ,

$$1 - m \xrightleftharpoons[\beta_m]{\alpha_m} m$$

De même pour  $h$ , dont les transitions de la position active (de probabilité  $h$ ) à la position inactive (de probabilité  $1 - h$ ) sont données par les coefficients  $\alpha_h$  et  $\beta_h$ ,

$$1 - h \xrightleftharpoons[\beta_h]{\alpha_h} h$$

De la même façon que pour  $n$ , les évolutions de  $m$  et  $h$  sont données par les équations différentielles,

$$\begin{aligned} \frac{dm}{dt} &= \alpha_m(1 - m) - \beta_m m = \frac{m_\infty - m}{\tau_m} \\ \frac{dh}{dt} &= \alpha_h(1 - h) - \beta_h h = \frac{h_\infty - h}{\tau_h} \end{aligned}$$

Soient maintenant les notations,

$$\begin{aligned} \tau_m &= \frac{1}{\alpha_m + \beta_m}, & \tau_h &= \frac{1}{\alpha_h + \beta_h} \\ m_\infty &= \frac{\alpha_m}{\alpha_m + \beta_m}, & h_\infty &= \frac{\alpha_h}{\alpha_h + \beta_h} \end{aligned}$$

Le bilan des charges électriques est donné par l'équation,

$$I = C \frac{dV}{dt} + I_{Na} + I_K + I_L$$

où  $I_{Na}$  est le courant de sodium,  $I_K$  le courant de potassium et  $I_L$  le courant de fuite,  $L$  signifiant ici "leak", c'est à dire "fuite". Cet indice est donc utilisé pour désigner l'ensemble des ions qui circulent au travers des canaux ioniques toujours ouverts. On a donc,

$$-C \frac{dV}{dt} = I_{Na} + I_K + I_L - I$$

Et plus précisément,

$$-C \frac{dV}{dt} = m^3 h \bar{g}_{Na} (V - E_{Na}) + n^4 \bar{g}_K (V - E_K) + \bar{g}_L (V - E_L) - I$$

Ainsi, le modèle d'influx nerveux proposé par Hodgkin et Huxley est le suivant,

$$(2.1) \quad \left\{ \begin{array}{l} -C \frac{dV}{dt} = m^3 h \bar{g}_{Na} (V - E_{Na}) + n^4 \bar{g}_K (V - E_K) + \bar{g}_L (V - E_L) - I \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(1 - n) - \beta_n n = \frac{n_\infty - n}{\tau_n} \\ \frac{dm}{dt} = \alpha_m(1 - m) - \beta_m m = \frac{m_\infty - m}{\tau_m} \\ \frac{dh}{dt} = \alpha_h(1 - h) - \beta_h h = \frac{h_\infty - h}{\tau_h} \end{array} \right.$$

Les valeurs des paramètres sont déterminées expérimentalement et on retrouve dans la littérature, par exemple, les valeurs suivantes,

$$\begin{aligned}
 C &= 1 \mu F/cm^2 \\
 E_{Na} &= 55 \text{ mV} \quad , \quad g_{Na} = 120 \text{ mOhms}^{-1}/cm^2 \\
 E_K &= -70 \text{ mV} \quad , \quad g_K = 36 \text{ mOhms}^{-1}/cm^2 \\
 E_{Na} &= -50 \text{ mV} \quad , \quad g_{Na} = 0.3 \text{ mOhms}^{-1}/cm^2 \\
 \alpha_n &= \frac{0.01(V+10)}{e^{\frac{V-10}{10}} - 1} \quad , \quad \beta_n = 0.125e^{\frac{V}{80}} \\
 \alpha_m &= \frac{0.01(V+25)}{e^{\frac{V+25}{10}} - 1} \quad , \quad \beta_m = 4e^{\frac{V}{18}} \\
 \alpha_h &= 0.007e^{\frac{V}{20}} \quad , \quad \beta_h = \frac{1}{e^{\frac{V+30}{10}} + 1}
 \end{aligned}$$

## 2.2 Le modèle de Fitzhugh-Nagumo

En 1961, Richard Fitzhugh a proposé un modèle qu'il appelle *Bonhoeffer-Van Der Pol model* [24], qui est une simplification du modèle de Hodgkin-Huxley en dimension quatre présenté précédemment. Le circuit équivalent a été proposé par Nagumo *et al* en 1962 [55]. On retrouve donc ce modèle sous le nom de Fitzhugh B.v.P. ou plus souvent Fitzhugh-Nagumo.

Bien que le modèle de Hodgkin-Huxley soit plus réaliste biophysiquement, seules les projections des trajectoires en quatre dimensions peuvent être observées. Le modèle de Fitzhugh-Nagumo, plus simple, permet donc d'avoir une vue des solutions complètes. Cela permet d'avoir une explication géométrique de phénomènes importants liés à l'excitabilité et aux mécanismes de génération de potentiels d'action.

Dans un premier temps, le modèle de Hodgkin-Huxley a pu être réduit à deux équations. Rappelons que le système de Hodgkin-Huxley est donné par,

$$(2.2) \quad \left\{ \begin{aligned}
 \frac{dV}{dt} &= -\frac{1}{C} (m^3 h g_{Na} (V - E_{Na}) + n^4 \bar{g}_K (V - E_K) + \bar{g}_L (V - E_L) - I) \\
 \frac{dm}{dt} &= \frac{1}{\tau_m(v)} (m_\infty(V) - m) \\
 \frac{dn}{dt} &= \frac{1}{\tau_n(v)} (n_\infty(V) - n) \\
 \frac{dh}{dt} &= \frac{1}{\tau_h(v)} (h_\infty(V) - h)
 \end{aligned} \right.$$

Par ailleurs, comme nous l'avons vu dans le premier chapitre, l'activation du sodium est très rapide. On peut donc faire l'approximation suivante,

$$m \approx m_\infty(V)$$

ainsi,  $m$  peut être assimilée à une constante et l'équation  $\frac{dm}{dt}$  n'a plus lieu d'être.

Il a été également remarqué expérimentalement que la somme des deux variables  $h$  et  $n$  est à peu près constante au cours du potentiel d'action,

$$h_\infty(V) + n_\infty(V) = 0.8$$

Afin de généraliser cette observation, on peut alors noter,

$$h(V) + an(V) = b$$

où  $a$  et  $b$  sont des constantes. Soit donc une nouvelle variable  $w$ , combinaison linéaire des deux variables  $h$  et  $n$ , définie de la manière suivante,

$$w(V) = b - h(V) = an(V)$$

On a alors,

$$\frac{dw}{dt} = \frac{1}{\tau_w(V)}(w_\infty(V) - w)$$

Grâce à toutes ces simplifications le système (2.2) se réduit alors au système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = \frac{1}{C} (\bar{g}_{Na}(m_\infty(V))^3(b-w)(V_{Na} - V) + \bar{g}_K(\frac{w}{a})^4(V_K - V) + \bar{g}_L(V_L - V) + I) \\ \frac{dw}{dt} = \frac{1}{\tau_w(V)}(w_\infty(V) - w) \end{cases}$$

À partir d'observations, Fitzhugh a vu que la  $V$ -nullcline (i.e.  $\dot{V} = 0$ ) avait la forme d'une fonction cubique et que la  $w$ -nullcline (i.e.  $\dot{w} = 0$ ) pouvait être approximée par une droite, toutes deux dans la région où les variables ont une valeur ayant un sens physiologique. Il a ainsi proposé un modèle polynomial de la forme,

$$(2.3) \quad \begin{cases} \dot{V} = V(V - \alpha)(1 - V) - w + I \\ \dot{w} = \epsilon(V - \gamma w) \end{cases}$$

Dans ce système sans dimension,  $V$  correspond au potentiel de membrane, tandis que  $w$  correspond aux flux lents d'ions à travers la membrane. Les paramètres  $\alpha$ ,  $\gamma$  et  $\epsilon$  sont des constantes avec par exemple  $0 < \alpha < 1$  et  $\epsilon \ll 1$  et le paramètre  $I$  correspond au courant externe appliqué.

Ce modèle de Fitzhugh-Nagumo ne décrivait pas l'influx nerveux de façon suffisamment réaliste pour Hindmarsh et Rose qui, partant de ce modèle, en ont proposé un autre en 1982.

## 2.3 Les modèles de Hindmarsh-Rose

### 2.3.1 Modèle à deux équations (1982)

Soient les équations de Fitzhugh-Nagumo, qui peuvent être écrites comme suit,

$$(2.4) \quad \begin{cases} \dot{x} &= a(y - f(x) + I(t)) \\ \dot{y} &= b(g(x) - y) \end{cases}$$

Dans ce système,  $x$  représente le potentiel de membrane,  $y$  les flux d'ions à travers la membrane,  $f$  est une fonction cubique,  $g$  une fonction linéaire,  $a$  et  $b$  sont des constantes et  $I(t)$  est le courant appliqué au neurone.

Le problème de ce modèle est qu'il ne donne pas une description très réaliste de l'émission rapide de potentiels d'action par rapport à la longue durée entre ces potentiels d'action. L'idée de Hindmarsh et Rose en 1962 a donc été de rendre ce modèle plus réaliste. Afin de comprendre leur procédé, il faut tout d'abord comprendre la notion de courant "queue". Cet effet est décrit pour les équations de Hodgkin-Huxley, de la façon suivante. Supposons que les équations de Hodgkin-Huxley soient soumises à un courant imposé initial de  $-40mV$  (rappelons que le potentiel de repos est de  $-60mV$ ). Cela signifie qu'un certain courant externe est appliqué pour maintenir le potentiel de membrane constant à  $-40mV$ . Si le potentiel imposé passe instantanément à  $-50mV$ , alors le courant appliqué va d'abord évoluer avant d'atteindre un équilibre. Avant d'atteindre cet équilibre, il y a tout d'abord une réponse initiale suivie d'un courant "queue". La réponse initiale est une forte augmentation, tandis que le courant "queue" diminue lentement. Si au lieu de passer d'un courant imposé de  $-40mV$  à  $-50mV$ , un neurone devait passer de  $-40mV$  à  $-80mV$ , alors à l'inverse, le courant appliqué augmenterait. Ce changement de direction est dû au fait que ce courant "queue" est dominé par le courant potassique  $I_K = g_K n^4 (V - E_K)$ , qui change de signe lorsque le courant imposé est inférieur à  $E_K = -70mV$ .

Dans le cas du système de Fitzhugh-Nagumo, Hindmarsh et Rose ont utilisé cette méthode et ont donc fixé le potentiel initial  $x_i$ . Pour cette valeur,  $x_i$ , l'équilibre de la seconde équation de (2.4) est donné par,

$$\dot{y} = 0 \implies y(t) = g(x_i)$$

Ils supposent alors qu'au temps  $t = 0$ , le potentiel passe instantanément à une nouvelle valeur constante imposée  $x_c < x_i$ . Alors pour  $t > 0$ , Le courant appliqué est donné par  $\dot{x} = 0$  et on a,

$$\dot{x} = 0 \implies y - f(x) + I(t) = 0 \implies I(t) = f(x_c) - y(t)$$

et  $y$  satisfait,

$$\dot{y} = b(g(x_c) - y) \quad \text{et} \quad y(0) = g(x_i)$$

La solution de ce problème est donnée par,

$$(2.5) \quad y(t) = g(x_c) - (g(x_c) - g(x_i))e^{-bt}$$

Les équations  $I(t) = f(x_c) - y(t)$  et  $y(t) = g(x_c) - (g(x_c) - g(x_i))e^{-bt}$  donnent,

$$(2.6) \quad I(t) = f(x_c) - g(x_c) + (g(x_c) - g(x_i))e^{-bt}$$

Ainsi, le courant “queue”  $I(t)$  augmente si  $g(x_c) - g(x_i) < 0$  et diminue si  $g(x_c) - g(x_i) > 0$ . Si le modèle veut décrire les inversions de courant “queue”, alors  $g(x_c) - g(x_i)$  doit changer de signe lorsque  $x_c$  diminue, sachant que  $x_c < x_i$ . Cela ne peut pas arriver si  $g$  est une fonction linéaire de  $x$  comme c’est le cas dans le modèle de Fitzhugh-Nagumo.

La  $y$ -nullcline est donnée par,

$$g(x) = y$$

et doit donc être modifiée. Ils ont alors choisi une fonction  $g$  quadratique.

Pour leur premier modèle (1982), Hindmarsh et Rose ont utilisé de grands neurones d’escargots sur lesquels ils ont procédé comme suit. Tout d’abord, il leur a fallu trouver le courant à appliquer afin que le neurone soit à son équilibre sous le seuil au delà duquel naissent les potentiels d’action. Ensuite, un changement d’échelle leur a permis de faire en sorte que ce courant appliqué soit nul ( $I = 0$ ) à l’équilibre.

Ils ont alors supposé que le comportement d’un neurone pouvait être décrit par les équations (2.4) et que l’équilibre était atteint en  $x = 0$  et  $y = 0$ . Cela signifie que la  $y$ -nullcline  $y = g(x)$  passe par  $(0, 0)$ , c’est à dire que  $g(0) = 0$  et donc que le potentiel de départ  $x_i$  est nul.

Enfin, ils ont fixé le potentiel imposé à  $x_c$  afin d’enregistrer le courant appliqué  $I(t)$  et en particulier l’état initial  $I(0)$  et l’état d’équilibre  $I(\infty)$ . On a,

$$\begin{aligned} I(t) &= f(x_c) - g(x_c) + (g(x_c) - g(x_i))e^{-bt} \\ &= f(x_c) - g(x_c)(1 - e^{-bt}) \end{aligned}$$

et on a,

$$I(0) = f(x_c) \quad \text{et} \quad I(\infty) = f(x_c) - g(x_c)$$

Ainsi,

$$g(x_c) = I(0) - I(\infty)$$

En mesurant  $I(0)$  et  $I(\infty)$  pour plusieurs valeurs de  $x_c$ , ils obtiennent des informations sur  $f$  et  $g$ . Ainsi,  $f - g$  serait une fonction exponentielle et  $f$  une fonction cubique.

La constante  $a$  du modèle (2.4) peut être déterminée en appliquant un courant constant à la cellule à l’état d’équilibre. En effet, l’équilibre est  $(0, 0)$ , donc si  $x = 0$ ,  $y = 0$ ,  $f(0) = 0$  et  $t = 0$ , alors,

$$\dot{x}(0) = aI$$

En mesurant  $\dot{x}(0)$  et  $I$ , ils obtiennent  $a$ . La constante  $b$  est obtenue en mesurant  $I(t)$  dans l'équation (2.6).

Ainsi, le modèle de Hindmarsh-Rose à deux équations de 1982 est donné par le système formellement décrit par (2.4), mais dans lequel  $f$  est une fonction cubique du potentiel de membrane et  $g$  est une fonction quadratique. On a donc,

$$(2.7) \quad \begin{cases} \dot{x} &= a(y - f(x) + I(t)) \\ \dot{y} &= b(g(x) - y) \end{cases}$$

où  $a$  et  $b$  sont des constantes,  $I$  est le courant appliqué. Dans ce système,  $x$  représente le potentiel de membrane et  $y$  les flux d'ions à travers la membrane. Les équations ainsi trouvées permettent de modéliser la transition entre l'équilibre stable et les potentiels d'action répétés. De plus, on peut observer de longues périodes lentes et de courtes périodes rapides d'émission de potentiels, c'est à dire de longs intervalles entre les potentiels d'actions.

### 2.3.2 Modèle à deux équations (1984)

L'étape suivante consiste à modifier ce modèle afin que les neurones puissent passer d'un état de repos stable (sous le seuil de déclenchement de potentiel d'action) à des émissions stables de potentiels d'action en appliquant un courant  $I$  positif de courte durée. Ce modèle nécessite plus d'un point d'équilibre.

Comme les nullclines sont proches dans la région sous seuil, une petite perturbation des nullclines est suffisante pour créer plus de points d'intersection et donc plus de points d'équilibre.

Le modèle de Hindmarsh-Rose à deux équations de 1984 dérive du modèle (2.7), avec,

$$f(x) = x^3 - ax \quad \text{et} \quad g(x) = 1 - dx^2$$

Ainsi, ce système est le suivant,

$$(2.8) \quad \begin{cases} \dot{x} &= y - x^3 + ax^2 + I \\ \dot{y} &= 1 - dx^2 - y \end{cases} \quad a = 3 \quad \text{et} \quad d = 5$$

### 2.3.3 Modèle à trois équations (1984)

Le modèle de Hindmarsh-Rose à deux équations permet d'observer soit le neurone à l'équilibre (au repos), soit l'émission continue de potentiels d'action (*spiking*). Or, l'activité neuronale peut présenter non seulement ces deux comportements, mais également un phénomène *bursting*, qui correspond à des poussées, ou trains de potentiels d'action,

séparés les uns des autres par des périodes lentes. Afin de pouvoir observer ce dernier type de comportement, et ainsi arrêter l'émission continue de potentiels d'action pour permettre des phases lentes, une troisième équation, dite d'*adaptation* a été ajoutée. Cette variable  $z$  représente un courant qui évolue lentement et qui change le courant appliqué  $I$  en un courant appliqué effectif  $I - z$ . La troisième équation différentielle fait en sorte que  $z$  augmente lorsque le neurone émet des potentiels d'action afin de réduire le courant effectif  $I - z$  pour mettre fin à l'émission de potentiels d'action. Cette équation a été définie comme suit,

$$(2.9) \quad \dot{z} = r(s(x - x_1) - z)$$

où  $x_1$  est la coordonnée  $x$  de l'équilibre stable du système à deux équations (2.8) lorsque  $I = 0$ .

Le modèle de Hindmarsh-Rose à trois équations est donc,

$$(2.10) \quad \begin{cases} \dot{x} = y - x^3 + ax^2 - z + I \\ \dot{y} = 1 - dx^2 - y \\ \dot{z} = r(s(x - x_1) - z) \end{cases} \quad a = 3 \text{ et } d = 5$$

Dans ce modèle,  $x$  représente le potentiel de membrane,  $y$  représente les flux rapides d'ions à travers la membrane et  $z$  représente les flux lents d'ions à travers la membrane. Les paramètres  $a$ ,  $d$ ,  $s$  et  $r$  sont déterminés expérimentalement et  $I$  est le courant appliqué.

Grâce à cette dernière équation ajoutée afin de mettre fin à l'émission continue de potentiels d'action, on peut choisir la valeur des paramètres  $I$ ,  $r$  et  $s$  de telle sorte que le système (2.10) produise, par exemple, des poussées de potentiels d'actions périodiques ou chaotiques.



**Deuxième partie**

**Dynamique et Bifurcations**



## MODÈLE DE HINDMARSH-ROSE - $2D$

---

3.1	Étude des points fixes . . . . .	34
3.2	Existence et direction d'une bifurcation de Hopf . . . . .	37

---

Dans ce chapitre, nous nous intéressons au système de Hindmarsh-Rose à deux équations de 1984. Comme nous l'avons vu précédemment, ce système d'équations différentielles ordinaires découle d'une modification du système de Fitzhugh-Nagumo, lui-même venant d'une réduction à deux équations du système à quatre équations de Hodgkin-Huxley. Une étude numérique précise des bifurcations dans des modèles de ce type est présentée dans [75]. Ici, l'existence et la stabilité des points fixes de ce modèle sont tout d'abord étudiées. Sachant qu'une bifurcation de Hopf correspond au passage abrupt, sous l'effet d'une petite perturbation d'un paramètre, d'un point d'équilibre (stable ou instable) à un cycle limite (stable ou instable), ce phénomène s'avère important dans les systèmes oscillatoires tels que les systèmes modélisant le fonctionnement des neurones. Ainsi par exemple, si au passage d'une certaine valeur critique d'un paramètre, un point d'équilibre stable perd sa stabilité pour donner naissance à un cycle limite stable, cela peut être interprété comme le passage brutal de l'état de repos à l'émission régulière de potentiels d'actions (*tonic spiking*). Dans la dernière partie de ce chapitre, nous nous sommes intéressé à l'existence et la direction d'une telle bifurcation en fonction d'un paramètre particulier.

### 3.1 Étude des points fixes

Considérons le système de Hindmarsh-Rose à 2 équations, donné sous forme générale par,

$$(3.1) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x, y) = y - ax^3 + bx^2 + I \\ \frac{dy}{dt} = g(x, y) = c - dx^2 - y \end{cases}$$

La recherche des points d'équilibre du système (3.1) se traduit par la résolution du système suivant,

$$(3.2) \quad \begin{cases} \dot{x} = 0 \\ \dot{y} = 0 \end{cases} \implies \begin{cases} y - ax^3 + bx^2 + I = 0 \\ y = c - dx^2 \end{cases} \implies ax^3 + (d-b)x^2 - c - I = 0$$

Posons,  $\alpha = \frac{d-b}{a}$  et  $\beta = -\frac{c+I}{a}$ . L'équation (3.2) peut donc s'écrire  $x^3 + \alpha x^2 + \beta = 0$ .

Pour résoudre cette équation, on applique les formules de Cardan à l'équation obtenue après les changements de variables suivants,

$$x = \xi - \frac{d-b}{3a}, \quad p = -\frac{(d-b)^2}{3a^2}, \quad q = \frac{2(d-b)^3}{27a^3} - \frac{c+I}{a}$$

c'est à dire à l'équation

$$\xi^3 + p\xi + q = 0$$

Posons maintenant,

$$\Delta = 4p^3 + 27q^2$$

Si  $\Delta > 0$  alors l'équation (3.2) n'admet qu'une seule racine et donc le système (3.1) n'admet qu'un unique point d'équilibre. Si maintenant  $\Delta = 0$ , alors le système (3.1) admet deux points d'équilibres et enfin, si  $\Delta < 0$ , le système (3.1) admet trois points d'équilibre.

La stabilité de ces équilibres peut être étudiée avec la linéarisation du système (3.1),

$$A(x) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(x, y) & \frac{\partial f}{\partial y}(x, y) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(x, y) & \frac{\partial g}{\partial y}(x, y) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -3ax^2 + 2bx & 1 \\ -2dx & -1 \end{pmatrix}$$

La nature des points d'équilibre est donnée par les valeurs propres de cette matrice, obtenues par l'étude du polynôme caractéristique de cette matrice jacobienne au point d'équilibre  $(x^*, y^*)$ ,

$$\begin{aligned} \det(A(x^*) - \lambda I) &= \lambda^2 + (3ax^{*2} - 6x^* + 1)\lambda + 3ax^{*2} + 4x^* \\ &= \lambda^2 - \text{Tr}(A(x^*))\lambda + \text{Det}(A(x^*)) \end{aligned}$$

Le discriminant réduit de  $Tr(A(x))$  est  $\Delta' = b^2 - 3a$ . Ainsi, si  $b^2 > 3a$ , alors  $Tr(A(x))$  admet deux racines réelles données par,

$$x_{Tr1} = \frac{b - \sqrt{b^2 - 3a}}{3a} = \frac{b - D}{3a} \quad \text{et} \quad x_{Tr2} = \frac{b + \sqrt{b^2 - 3a}}{3a} = \frac{b + D}{3a} \quad \text{avec} \quad D = \sqrt{b^2 - 3a}$$

Par ailleurs, les racines de  $Det(A(x)) = 3ax^2 + 2(d - b)x$  sont,

$$x_{Det1} = \frac{(d - b) - \sqrt{(d - b)^2}}{-3a} = -2 \frac{d - b}{3a} \quad \text{et} \quad x_{Det2} = \frac{(d - b) + \sqrt{(d - b)^2}}{-3a} = 0$$

On en déduit alors la nature des points d'équilibre grâce au tableau suivant,

$x$	$-\infty$	$-2 \frac{d-b}{3a}$	$0$	$\frac{b-D}{3a}$	$\frac{b+D}{3a}$	$+\infty$	
Région	I	II	III	IV	V		
$Tr(A(x))$	-	-	-	0	+	0	-
$Det(A(x))$	+	0	-	0	+	+	+
Nature	foy.st. nd.st.	col	foy.st. nd.st.	foy.inst. nd.inst.	foy.st. nd.st.		

Si  $b^2 < 3a$ , alors  $Tr(A(x)) < 0$  pour toute valeur de  $x$  et dans ce cas, le point d'équilibre ne peut être qu'un foyer stable ou un noeud stable. Or, puisque l'on veut un modèle qui génère des potentiels d'action de manière répétitive, cela nécessite l'existence d'un cycle limite et par conséquent la présence d'un foyer instable ou d'un centre. Ainsi on impose la condition  $b^2 \geq 3a$  afin d'être dans la région *IV* du tableau précédent. Les limites inférieures et supérieures dans la région *IV* sont données respectivement par  $L = \frac{b - D}{3a}$  et  $M = \frac{b + D}{3a}$ .

Afin d'observer le comportement du système (3.1) dans le plan de phase, comme dans la figure 3.1 (a), on fixe les paramètres comme suit,

$$a = 1, \quad b = 3, \quad c = 1, \quad d = 5, \quad I = 0$$

On retrouve ces valeurs de paramètres expérimentalement déterminées dans la littérature, par exemple dans [39]. On obtient alors le système suivant,

$$(3.3) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = y - x^3 + 3x^2 \\ \frac{dy}{dt} = 1 - 5x^2 - y \end{cases}$$

On a donc les trois points d'équilibre,

$$A = (-1, 618033989, -12, 090169948), \quad B = (-1, -4), \quad C = (0, 618033989, -0, 909830058)$$

Pour les valeurs de paramètres fixées, nous avons tracé sur la figure 3.1 (a) les deux nullclines,  $\dot{x} = 0$  en vert et  $\dot{y} = 0$  en bleu. Les points d'intersection de ces deux nullclines donnent les points fixes du système A, B et C. Sur cette figure, nous avons également tracé la dynamique asymptotique d'une solution, qui donne le cycle limite (en rouge).

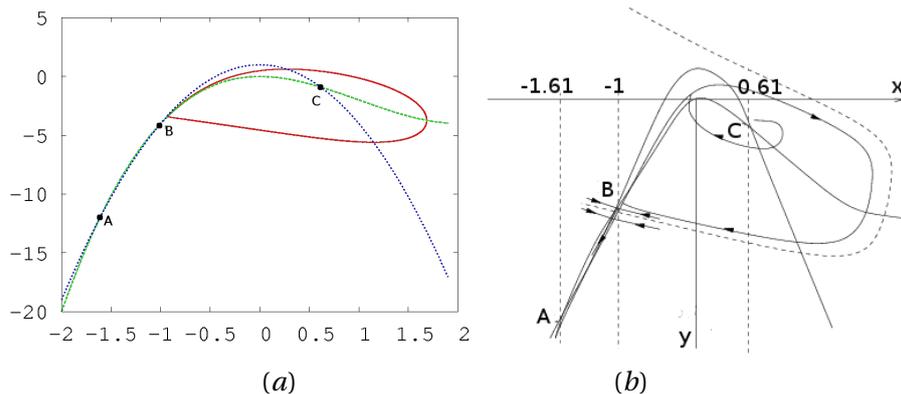


FIG. 3.1: (a) Résultats numériques obtenus pour les deux nullclines du système (3.3),  $\dot{x} = 0$  en vert et  $\dot{y} = 0$  en bleu. Les points d'intersection des nullclines sont les points d'équilibre A, B et C. La courbe rouge est le cycle limite obtenu en traçant la dynamique asymptotique d'une solution du système (3.3). (b) Comportement de plusieurs trajectoires partant de conditions initiales différentes obtenues pour le système (3.3), où l'on peut voir que le point B est un point col et le point C est un foyer instable, le point A étant un noeud stable.

Au point A, on a  $Det(A) = 1,381966013$  et  $Tr(A) = -18,562305903$  et A est donc un noeud stable. Au point B, on a  $Det(B) = -1$  et  $Tr(A(B)) = -10$  et B est donc un point col. Au point C, on a  $Det(C) = 3,618033991$  et  $Tr(C) = 1,562305899$  et C est donc un foyer instable. Nous pouvons retrouver les caractéristiques de ces points d'équilibre sur la figure 3.1 (b).

### 3.2 Existence et direction d'une bifurcation de Hopf

Dans cette partie, nous nous intéressons à l'existence et la direction d'une bifurcation de Hopf, qui correspond au passage abrupt d'un point fixe à un cycle sous l'effet de la variation d'un paramètre. Afin d'étudier l'existence d'une telle bifurcation dans le cas du système de Hindmarsh-Rose à deux équations différentielles, rappelons le théorème de Hopf (voir [16, 18, 25, 51]).

**Théorème 1** Soit le système à deux équations différentielles ordinaires,

$$(3.4) \quad \begin{cases} \dot{x} = f(x, y, a) \\ \dot{y} = g(x, y, a) \end{cases}$$

Soit  $(x^*, y^*)$  un équilibre du système (3.4) pour tout  $a$ .

Si la matrice jacobienne du système (3.4) en  $(x^*, y^*)$  admet deux valeurs propres imaginaires conjuguées,  $\lambda_{1,2}(a) = \alpha(a) \pm i\omega(a)$  et s'il existe un certain  $a = a_c$  tel que,

$$\alpha(a_c) = 0, \quad \omega(a_c) \neq 0 \quad \text{et} \quad \left( \frac{\partial}{\partial a} \alpha(a) \right)_{a=a_c} \neq 0$$

alors une bifurcation de Hopf survient lorsque la valeur du paramètre de bifurcation  $a$  passe  $a_c$  et  $((x^*, y^*), a_c)$  est un point de bifurcation de Hopf.

Par ailleurs, soit  $c_1$  tel que,

$$(3.5) \quad \begin{aligned} c_1 = & \frac{1}{16\omega(a_c)} \left( -\frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \frac{\partial^2 G}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \frac{\partial^2 F}{\partial x \partial y} - \frac{\partial^2 G}{\partial x^2} \frac{\partial^2 G}{\partial x \partial y} \right. \\ & - \left. \frac{\partial^2 G}{\partial y^2} \frac{\partial^2 G}{\partial x \partial y} + \frac{\partial^2 F}{\partial y^2} \frac{\partial^2 F}{\partial x \partial y} + \frac{\partial^2 F}{\partial y^2} \frac{\partial^2 G}{\partial y^2} \right) \\ & + \left( \frac{\partial^3 F}{\partial x^3} + \frac{\partial^3 F}{\partial x \partial y^2} + \frac{\partial^3 G}{\partial x^2 \partial y} + \frac{\partial^3 G}{\partial y^3} \right) \end{aligned}$$

On peut distinguer différents cas,

		$c_1 < 0$	$c_1 > 0$
$\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) < 0$	$a < a_c$	eq. inst. & orb. per. st.	eq. inst. & pas orb. per.
	$a > a_c$	eq. st. & pas orb. per.	eq. st. & orb. per. inst.
$\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) > 0$	$a < a_c$	eq. st. & pas orb. per.	eq. st. & orb. per. inst.
	$a > a_c$	eq. inst. & orb. per. st.	eq. inst. & pas orb. per.

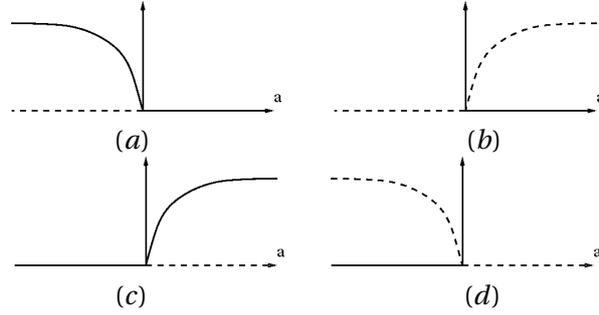


FIG. 3.2: Diagramme de bifurcation dans les différents cas de bifurcation de Hopf présentés dans le théorème 1 avec (a)  $\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) < 0$  et  $c_1 < 0$ , (b)  $\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) < 0$  et  $c_1 > 0$ , (c)  $\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) > 0$  et  $c_1 < 0$ , (d)  $\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) > 0$  et  $c_1 > 0$ .

Appliquons maintenant ce théorème au système de Hindmarsh-Rose à deux équations, dans lequel nous désignons le paramètre  $a$  comme paramètre de bifurcation,

$$(3.6) \quad \begin{cases} \dot{x} = y - ax^3 + 3x^2 + I \\ \dot{y} = 1 - 5x^2 - y \end{cases}$$

Soit  $(x^*, y^*)$  un point d'équilibre du système (3.6). On ramène le point d'équilibre à l'origine en effectuant le changement de variable  $x = x_1 + x^*$  et  $y = y_1 + y^*$  et on obtient le système,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = f(x_1, y_1, a) = (y_1 + y^*) - a(x_1 + x^*)^3 + 3(x_1 + x^*)^2 + I \\ \dot{y}_1 = g(x_1, y_1, a) = 1 - 5(x_1 + x^*)^2 - (y_1 + y^*) \end{cases}$$

Le développement des fonctions  $f$  et  $g$ , grâce aux séries de McLaurin, nous donne,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 \frac{\partial f}{\partial x_1}(0, 0, a) + y_1 \frac{\partial f}{\partial y_1}(0, 0, a) + \hat{F}(x_1, y_1, a) \\ \dot{y}_1 = x_1 \frac{\partial g}{\partial x_1}(0, 0, a) + y_1 \frac{\partial g}{\partial y_1}(0, 0, a) + \hat{G}(x_1, y_1, a) \end{cases}$$

où  $\hat{F}(x_1, y_1, a)$  et  $\hat{G}(x_1, y_1, a)$  sont les termes non-linéaires. On a alors,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(-3ax^{*2} + 6x^*) + y_1 + \hat{F}(x_1, y_1, a) \\ \dot{y}_1 = -x_1 10x^* - y_1 + \hat{G}(x_1, y_1, a) \end{cases}$$

avec  $\hat{F}(x_1, y_1, a) = -ax_1^3 + (-3ax^* + 3)x_1^2$  et  $\hat{G}(x_1, y_1, a) = -5x_1^2$ .

Le point  $(0, 0, a)$  est bien un point d'équilibre du système. Afin d'avoir une expression des valeurs propres, étudions la matrice jacobienne de ce système donnée par,

$$A = \begin{pmatrix} -3ax^{*2} + 6x^* & 1 \\ -10x^* & -1 \end{pmatrix}$$

de polynôme caractéristique,

$$\det(A - \lambda Id) = \lambda^2 + (3ax^{*2} - 6x^* + 1)\lambda + 3ax^{*2} + 4x^* = 0$$

Soient  $P(a) = -\text{Tr}(A)$  et  $Q(a) = \text{Det}(A)$ . On a,

$$(3.7) \quad \lambda^2 + P(a)\lambda + Q(a) = 0$$

Ainsi, la matrice jacobienne admet une paire de valeurs propres complexes conjuguées si  $\text{Det}(A) > \frac{1}{4} \text{Tr}(A)^2$  et on a,

$$\lambda_{1,2} = \alpha(a) \pm i\omega(a)$$

avec  $\alpha(a) = -\frac{3ax^{*2} - 6x^* + 1}{2}$  et  $\omega(a) = \sqrt{3ax^{*2} + 4x^* - \alpha(a)^2}$ .

De plus, la valeur  $a_c$  de  $a$  pour laquelle la partie réelle de ces valeurs propres s'annule est donnée par les équations  $P(a_c) = 0$  et  $Q(a_c) > 0$ . On a donc,

$$a_c = \frac{6x^* - 1}{3x^{*2}} \quad \text{et} \quad a_c > \frac{-4}{3x^*} \quad \Rightarrow \quad x^* > \frac{1}{10}$$

Par ailleurs, on a,

$$\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) = -\frac{3x^{*2}}{2}$$

Ainsi,  $\alpha(a_c) = 0$ ,  $\omega(a_c) \neq 0$  et  $\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) \neq 0$ , donc  $a_c$  est une valeur de bifurcation de Hopf du paramètre  $a$ .

Dans la suite, on s'intéresse à la direction, la stabilité et la période de la bifurcation de Hopf. Pour cela, déterminons maintenant un vecteur propre  $v_1$  associé à la valeur propre  $\lambda_1$ , obtenu en résolvant le système,

$$(A - \lambda_1 I) \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = 0 \Rightarrow \begin{cases} (1 + i\sqrt{10x^* - 1})x + y = 0 \\ -10x^*x + (-1 + i\sqrt{10x^* - 1})y = 0 \end{cases}$$

Une solution de ce système est un vecteur propre associé à  $\lambda_1$ ,

$$v_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ -1 - i\sqrt{10x^* - 1} \end{pmatrix}$$

La matrice de changement de base est donc donnée par,

$$P = (Re(v_1), -Im(v_1)) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -1 & \sqrt{10x^* - 1} \end{pmatrix}$$

Ainsi, on a,

$$P^{-1} = \frac{1}{\sqrt{10x^* - 1}} \begin{pmatrix} \sqrt{10x^* - 1} & 0 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$$

Soit maintenant le changement de variable,

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix} \Rightarrow \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix}$$

Alors on a,

$$\begin{pmatrix} \dot{x}_2 \\ \dot{y}_2 \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} \dot{x}_1 \\ \dot{y}_1 \end{pmatrix} = P^{-1} A(a) P \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix} + P^{-1} \begin{pmatrix} \hat{F}(x_2, y_2, a) \\ \hat{G}(x_2, y_2, a) \end{pmatrix}$$

Soit,

$$A'(a) = P^{-1} A P = \begin{pmatrix} \alpha(a) & -\omega(a) \\ \omega(a) & \alpha(a) \end{pmatrix}$$

Ainsi, pour  $a = a_c$ , on a,

$$A'(a_c) = \begin{pmatrix} 0 & -\omega(a_c) \\ \omega(a_c) & 0 \end{pmatrix} \Rightarrow \begin{cases} \dot{x}_2 = -\omega(a_c) y_2 + F(x_2, y_2, a_c) \\ \dot{y}_2 = \omega(a_c) x_2 + G(x_2, y_2, a_c) \end{cases}$$

avec,

$$\begin{pmatrix} F(x_2, y_2, a_c) \\ G(x_2, y_2, a_c) \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} \hat{F}(x_2, y_2, a_c) \\ \hat{G}(x_2, y_2, a_c) \end{pmatrix}$$

On a donc les fonctions  $F$  et  $G$  données par,

$$\begin{cases} F(x_2, y_2, a) = -ax_2^3 + (-3ax^* + 3)x_2^2 \\ G(x_2, y_2, a) = \frac{1}{\sqrt{10x^* - 1}} (-ax_2^3 - (3ax^* + 2)x_2^2) \end{cases}$$

Soit  $c_1$  donné par l'équation (3.5). Les fonctions  $F$  et  $G$  ne dépendant que de  $x_2$ , le coefficient  $c_1$  est donné par,

$$c_1 = -\frac{1}{16\omega(a_c)} \frac{\partial^2 F}{\partial x_2^2} \frac{\partial^2 G}{\partial x_2^2} + \frac{\partial^3 F}{\partial x_2^3}$$

Au point  $(x_2, y_2) = (0, 0)$  et pour  $a = a_c$ , on a,  $\omega(a_c) = \sqrt{10x^* - 1}$  et,

$$\begin{aligned} c_1 &= -6a_c + \frac{1}{16\sqrt{10x^* - 1}} \frac{4}{\sqrt{10x^* - 1}} (-3a_c x^* + 3)(3a_c x^* + 2) \\ &= -6a_c + \frac{3}{4(10x^* - 1)} (-3a_c^2 x^{*2} + a_c x^* + 2) \end{aligned}$$

Comme présenté dans le théorème 1, les signes de  $\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c)$  et de  $c_1$  permettent de connaître la direction et la stabilité de la bifurcation de Hopf. Dans la suite, nous appliquons ce théorème en fixant tous les paramètres sauf  $a$ , paramètre de bifurcation.

### Application numérique

Soit le système (3.6) dans lequel on fixe les paramètres  $b = 3$ ,  $c = 1$ ,  $d = 5$  et  $I = 0$ ,

$$\begin{cases} \dot{x} = y - ax^3 + 3x^2 \\ \dot{y} = 1 - 5x^2 - y \end{cases}$$

Les équilibres sont donnés par la résolution de l'équation  $x^3 + \frac{2}{a}x^2 - \frac{1}{a} = 0$ .

Posons  $x = \xi - \frac{2}{3a}$ ,  $p = -\frac{4}{3a^2}$  et  $q = \frac{16}{27a^3} - \frac{1}{a}$  afin de se ramener à une équation de la forme,

$$\xi^3 + p\xi + q = 0$$

Le nombre de racines est donné par le signe de

$$\Delta = 27 \left( \frac{16}{27a^3} - \frac{1}{a} \right)^2 - \frac{256}{27a^6}$$

Nous choisissons arbitrairement une condition sur  $a$ , afin de n'avoir qu'un unique équilibre,

$$\Delta > 0 \implies a \in ]-\infty, -\frac{4\sqrt{2}}{3\sqrt{3}}[ \cup ]\frac{4\sqrt{2}}{3\sqrt{3}}, +\infty[$$

Pour un tel  $a$ , la première coordonnée du point d'équilibre est donnée par,

$$x^*(a) = \frac{\left(9a\sqrt{27a^2-32} + 27\sqrt{3}a^2 - 16\sqrt{3}\right)^{\frac{2}{3}}}{32^{\frac{1}{3}}3^{\frac{1}{6}}a\left(9a\sqrt{27a^2-32} + 27\sqrt{3}a^2 - 16\sqrt{3}\right)^{\frac{1}{3}} - 42^{\frac{2}{3}}3^{\frac{1}{3}}}$$

$$- \frac{22^{\frac{1}{3}}3^{\frac{1}{6}}\left(9a\sqrt{27a^2-32} + 27\sqrt{3}a^2 - 16\sqrt{3}\right)^{\frac{1}{3}}}{3.2^{\frac{1}{3}}3^{\frac{1}{6}}a\left(9a\sqrt{27a^2-32} + 27\sqrt{3}a^2 - 16\sqrt{3}\right)^{\frac{1}{3}}}$$

Nous avons vu précédemment qu'alors, la valeur de bifurcation de Hopf  $a_c$  du paramètre  $a$  est donnée par,

$$a_c = \frac{6x^*(a) - 1}{3x^*(a)^2}$$

Ainsi,  $a_c$  est solution de l'équation,

$$(3.8) \quad \frac{6x^*(a) - 1}{3x^*(a)^2} - a = 0$$

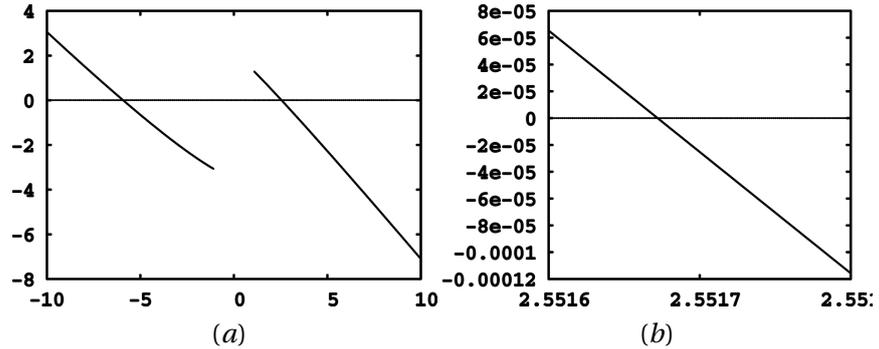


FIG. 3.3: (a) La résolution de l'équation (3.8) nous donne les deux solutions sur  $[-10, 10]$ , correspondant à l'intersection avec l'axe des abscisses. (b) Nous nous intéressons au cas  $a > 0$  et donc on a donc la solution correspondante  $a_c \in [2.55165, 2.55170]$ .

La résolution graphique de l'équation (3.8) nous donne deux solutions sur  $[-10, 10]$ , comme le montre la figure 3.3. Nous nous intéressons au cas où  $a > 0$  et donc

$$a_c \in [2.55165, 2.55170]$$

Pour une telle valeur de  $a_c$ , nous avons bien,

$$x^* \approx 0.54 > \frac{1}{10} \text{ et } 3a_c x^{*2} + 4x^* \approx 4.392187794 > \frac{1}{4}(-3a_c x^{*2} + 6x^* - 1)^2 \approx 1.526 * 10^{-5}$$

Par ailleurs, on a,

$$c_1 = -6a_c + \frac{3}{4(10x^* - 1)}(-3a_c^2x^{*2} + a_cx^* + 2) = -15.632152 < 0$$

Par conséquent, nous sommes dans le cas où  $c_1 < 0$  et  $\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) < 0$ . Ainsi, d'après le théorème 1,  $(x^*, y^*, a_c) = (0.54, -0.46, a_c \approx 2.551655)$  est un point de bifurcation de Hopf. De plus, pour  $a < a_c$ , le point d'équilibre est instable avec une orbite périodique stable, tandis que pour  $a > a_c$ , le point d'équilibre est stable et il n'y a pas d'orbite périodique.

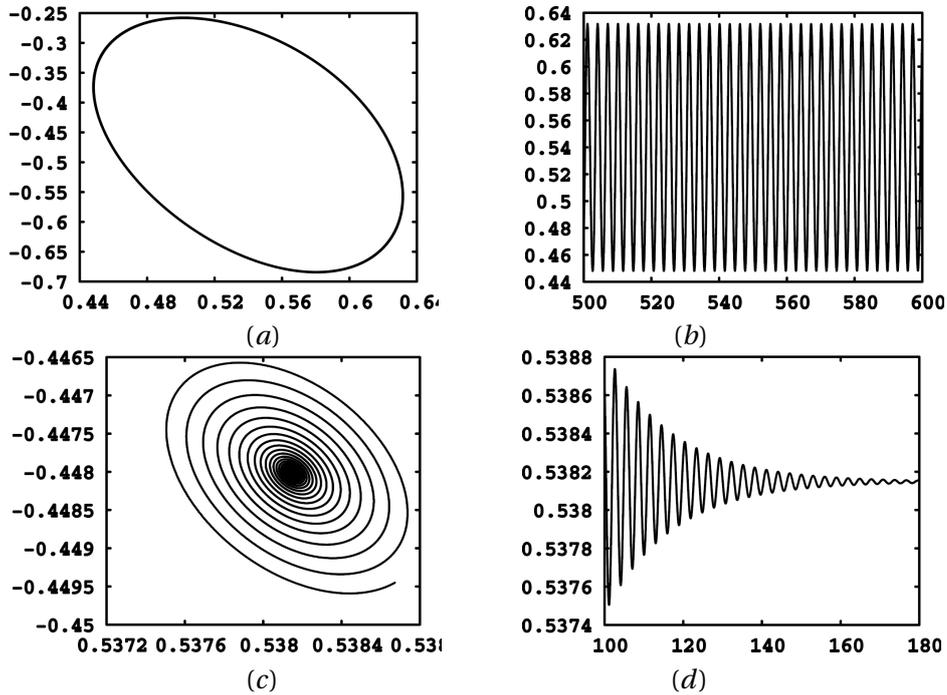


FIG. 3.4: (a) Portrait de phase dans le plan  $(x, y)$  du système 3.6 avec  $b = 3$ ,  $c = 1$ ,  $d = 5$  et  $I = 0$ , montrant un cycle pour une valeur  $a = 2.54 < a_c$ . (b) série temporelle  $(t, x)$  correspondante. (c) Portrait de phase dans le plan  $(x, y)$  montrant un foyer pour une valeur  $a = 2.57 > a_c$ . (d) série temporelle  $(t, x)$  correspondante montrant des oscillations d'amplitude décroissante.



## MODÈLE DE HINDMARSH-ROSE - 3D

---

4.1	Dissipativité . . . . .	46
4.2	Étude des points fixes . . . . .	47
4.3	Dynamique asymptotique . . . . .	52
4.3.1	Et si le paramètre $r$ varie? . . . . .	53
4.3.2	Et si le paramètre $I$ varie? . . . . .	62
4.4	Existence et direction d'une bifurcation de Hopf . . . . .	65
4.4.1	Bifurcation de Hopf en fonction de $r$ . . . . .	65
4.4.2	Direction, stabilité et période de la bifurcation de Hopf . . . . .	69
4.5	Existence d'une orbite homocline . . . . .	80

---

Le modèle de Hindmarsh-Rose à 3 équations (1984) est donné par le système suivant,

$$(4.1) \quad \begin{cases} \dot{x} &= y + ax^2 - x^3 - z + I \\ \dot{y} &= 1 - dx^2 - y \\ \dot{z} &= r(s(x - x_1) - z) \end{cases}$$

La première équation décrit l'évolution du potentiel de membrane  $x$ , la seconde celle des flux rapides d'ions à travers la membrane  $y$  et la troisième celle des flux lents d'ions  $z$ . Le paramètre  $I$  est le courant appliqué, le paramètre  $r$  représente la différence d'échelle de temps entre la dynamique rapide et la dynamique lente, et les paramètres  $a$ ,  $b$ ,  $s$  et  $d$  sont déterminés expérimentalement. Le paramètre  $x_1$  correspond à la première coordonnée du point d'équilibre stable du système de Hindmarsh-Rose à deux équations avec  $I = 0$ , c'est à dire du système (4.1) avec  $I = 0$  et  $z = 0$ .

Ce modèle a fait l'objet de nombreuses études principalement numériques, comme dans les articles [3, 19, 12, 30, 45]. Dans cette partie, nous proposons d'une part un travail numérique précis concernant notamment la dynamique asymptotique, mais également un travail théorique, et plus spécifiquement sur l'existence d'une bifurcation de Hopf ou d'une bifurcation homocline. Nous nous intéressons dans un premier temps à l'étude de la dissipativité de ce système, qui permet de donner une idée du comportement asymptotique du système.

### 4.1 Dissipativité

La variation de volume  $V(t)$  d'un petit élément  $\delta\Omega(t) = \delta x \delta y \delta z$  dans l'espace des phases est déterminée par la divergence du flot,

$$\nabla V = \frac{\partial \dot{x}}{\partial x} + \frac{\partial \dot{y}}{\partial y} + \frac{\partial \dot{z}}{\partial z}$$

Pour le système (4.1), la dissipativité correspond au cas où

$$\nabla V = -3x^2 + 2ax - 1 - r < 0$$

Le maximum de  $V$  est atteint lorsque  $\frac{d\nabla V}{dx} = 0$ , c'est à dire lorsque  $x_{max} = \frac{a}{3}$ . Pour cette valeur de  $x$ , on a,

$$\nabla V(x_{max}) = \frac{a^2}{3} - 1 - r$$

Par ailleurs,

- si  $a^2 - 3(1+r) < 0$  (i.e.  $-\sqrt{3(1+r)} < a < \sqrt{3(1+r)}$ ), alors  $\nabla V < 0$ .
- si  $a^2 - 3(1+r) = 0$  (i.e.  $a = \pm\sqrt{3(1+r)}$ ), alors  $\nabla V < 0$ ,  $\forall x \neq \frac{a}{3}$  et  $\nabla V(\frac{a}{3}) = 0$ .
- si  $a^2 - 3(1+r) > 0$ , alors il y a deux racines réelles pour l'équation données par

$$x_1 = \frac{a}{3} - \frac{\sqrt{a^2 - 3(1+r)}}{3} \quad \text{et} \quad x_2 = \frac{a}{3} + \frac{\sqrt{a^2 - 3(1+r)}}{3}$$

$$\text{Ainsi, si } x \in \left] -\infty; \frac{a - \sqrt{a^2 - 3(1+r)}}{3} \right] \cup \left[ \frac{a + \sqrt{a^2 - 3(1+r)}}{3}; +\infty \right], \text{ alors } \nabla V < 0.$$

Ainsi, on obtient le résultat suivant (condition suffisante),

**Théorème 2** Si  $0 < a < \sqrt{3(1+r)}^{\frac{1}{2}}$ , alors le système (4.1) est dissipatif.

Remarquons que l'on peut montrer l'existence d'une plage de paramètre plus grande pour laquelle le système reste dissipatif.

Par ailleurs, comme  $\nabla V \leq \frac{a^2}{3} - 1 - r$ , si  $0 < a < \sqrt{3}(1+r)^{\frac{1}{2}}$ , alors le système (4.1) a, pour  $\delta\Omega(t) = \delta x \delta y \delta z$ , un taux de contraction exponentiel satisfaisant,

$$\delta\Omega(t) \leq e^{\frac{a^2}{3} - 1 - r} t$$

Ainsi, si  $0 < a < \sqrt{3}(1+r)^{\frac{1}{2}}$ , un élément de volume  $V_0$  est contracté par le flot en un élément de volume inférieur à  $V_0 e^{(\frac{a^2}{3} - 1 - r)t}$  en un temps  $t$ . En d'autres termes, chaque volume contenant une trajectoire du système tend vers zéro lorsque  $t$  tend vers  $+\infty$  à un taux exponentiel inférieur à  $\frac{a^2}{3} - 1 - r$ , qui est indépendant de  $x$ ,  $y$  et  $z$ . Ainsi, toutes les trajectoires sont finalement confinées dans un sous-ensemble spécifique de volume nul. Bien entendu, cela n'assure pas l'existence d'un attracteur borné, bien que cela ait pu être observé lors de simulations numériques, comme le montre la figure 4.1.

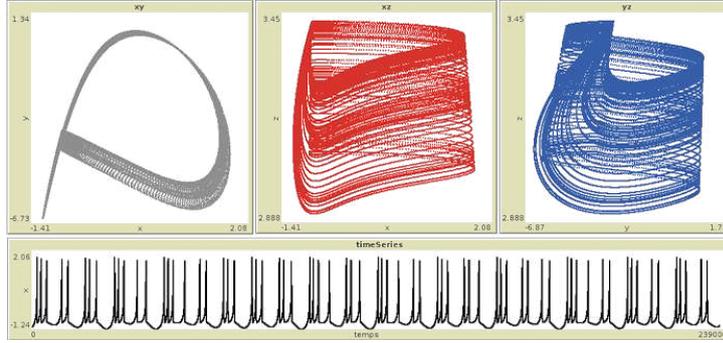


FIG. 4.1: Attracteur obtenu en intégrant le système de Hindmarsh-Rose

## 4.2 Étude des points fixes

Les points fixes du système (4.1) sont donnés par,

$$\begin{cases} 0 &= y + ax^2 - x^3 - z + I \\ y &= 1 - dx^2 \\ z &= s(x - x_1) \end{cases} \Leftrightarrow x^3 + (d-a)x^2 + sx - sx_1 - I - 1 = 0$$

Nous utilisons la méthode de Cardan pour résoudre cette équation. Soient les changements de variables,

$$(4.2) \quad x = \xi + \frac{a-d}{3}, \quad p = s - \frac{(a-d)^2}{3} \quad \text{et} \quad q = -\frac{2(a-d)^3}{27} + \frac{s(a-d)}{3} - sx_1 - I - 1$$

Alors, on peut réécrire l'équation sous la forme,

$$(4.3) \quad \xi^3 + p\xi - q = 0$$

Le discriminant de cette équation est,

$$(4.4) \quad \Delta_1 = 4p^3 + 27q^2$$

Si  $\Delta_1 > 0$ , l'équation (4.3) admet une solution réelle et deux solutions complexes conjuguées. Si  $\Delta_1 = 0$ , elle admet deux racines réelles dont une double et si  $\Delta_1 < 0$ , alors l'équation (4.3) admet trois solutions réelles et distinctes. On a alors la proposition suivante,

**Proposition 1** Avec les notations (4.2), si  $4p^3 + 27q^2 > 0$ , alors le système (4.1) admet un unique équilibre  $S_e = (x_e, y_e, z_e)$  donné par,

$$(4.5) \quad \begin{cases} x_e &= \left(-\frac{q}{2} + \left(\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27}\right)^{\frac{1}{2}}\right)^{\frac{1}{3}} + \left(-\frac{q}{2} - \left(\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27}\right)^{\frac{1}{2}}\right)^{\frac{1}{3}} + \frac{a-d}{3} \\ y_e &= 1 - d \left( \left(-\frac{q}{2} + \left(\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27}\right)^{\frac{1}{2}}\right)^{\frac{1}{3}} + \left(-\frac{q}{2} - \left(\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27}\right)^{\frac{1}{2}}\right)^{\frac{1}{3}} + \frac{a-d}{3} \right)^2 \\ z_e &= b \left( \left(-\frac{q}{2} + \left(\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27}\right)^{\frac{1}{2}}\right)^{\frac{1}{3}} + \left(-\frac{q}{2} - \left(\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27}\right)^{\frac{1}{2}}\right)^{\frac{1}{3}} + \frac{a-d}{3} \right) - c \end{cases}$$

Soient  $S_i = (x_i, y_i, z_i)$  les équilibres du système de Hindmarsh-Rose à trois équations. Afin d'étudier leur nature, nous commençons par déterminer la matrice jacobienne du système (4.1) en ces points,

$$J_{S_i} = \begin{pmatrix} 2ax_i - 3x_i^2 & 1 & -1 \\ -2dx_i & -1 & 0 \\ rs & 0 & -r \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres de la matrice jacobienne sont données par la résolution de son polynôme caractéristique,

$$\lambda^3 + U_i \lambda^2 + V_i \lambda + W_i = 0$$

avec,

$$(4.6) \quad \begin{aligned} U_i &= 3x_i^2 - 2ax_i + 1 + r \\ V_i &= 3x_i^2(1+r) + 2x_i(d-a-ar) + r(1+s) \\ W_i &= r(3x_i^2 + 2x_i(d-a) + s) \end{aligned}$$

Afin de trouver les racines de ce polynôme, on utilise à nouveau la méthode de Cardan. Pour cela, on applique le changement de variable  $\lambda = v - \frac{U_i}{3}$  afin de se ramener à une équation de la forme,

$$v^3 + \rho_i v + \gamma_i = 0$$

avec,

$$(4.7) \quad \begin{aligned} \rho_i &= V_i - \frac{U_i^2}{3} \\ \gamma_i &= \frac{2U_i^3}{27} - \frac{V_i U_i}{3} + W_i \end{aligned}$$

Le signe de  $\Delta_2 = 4\rho_i^3 + 27\gamma_i^2$  nous donnera le nombre de valeurs propres réelles de la matrice jacobienne.

Soient donc  $\lambda_{i,j}$  ( $i = 1, 2, 3$  et  $j = 1, 2, 3$ ) les valeurs propres de la matrice jacobienne au point d'équilibre  $S_i = (x_i, y_i, z_i)$ .

Déterminons maintenant les vecteurs propres  $u_{i,j}$  associés aux valeurs propres  $\lambda_{i,j}$ . On doit donc déterminer les coordonnées  $u_{i,j} = (u_{i,j}^1, u_{i,j}^2, u_{i,j}^3)^T$  qui vérifient,

$$J_{f,i} u_{i,j} = \lambda_{i,j} u_{i,j} \Leftrightarrow (J_{f,i} - \lambda_{i,j} I_3) u_{i,j} = 0$$

La matrice  $J_{f,i} - \lambda_{i,j} I_3$  vaut,

$$J_{f,i} - \lambda_{i,j} I_3 = \begin{pmatrix} 2ax_i - 3x_i^2 - \lambda_{i,j} & 1 & -1 \\ -2dx_i & -1 - \lambda_{i,j} & 0 \\ rb & 0 & -r - \lambda_{i,j} \end{pmatrix}$$

Ce calcul devra être effectué pour chaque matrice jacobienne  $J_{f,i}$ , dont les valeurs propres sont  $\lambda_{i,1}$ ,  $\lambda_{i,2}$  et  $\lambda_{i,3}$ . En effet, à chaque triplet de valeurs propres est associé un triplet de vecteurs propres correspondant  $u_{i,1}$ ,  $u_{i,2}$  et  $u_{i,3}$ . On pose,

$$\begin{cases} r_{i,j} = 2ax_i - 3x_i^2 - \lambda_{i,j} \\ s_{i,j} = -2dx_i \\ t_{i,j} = -1 - \lambda_{i,j} \\ v_{i,j} = rb \\ w_{i,j} = -r - \lambda_{i,j} \end{cases}$$

On est donc amené à résoudre le système  $3 \times 3$  suivant,

$$\begin{cases} r_{i,j} u_{i,j1} + u_{i,2} - u_{i,j} = 0 \\ s_{i,j} u_{i,j1} + t_{i,j} u_{i,j}^2 = 0 \\ v_{i,j} u_{i,j1} + w_{i,j} u_{i,j}^3 = 0 \end{cases}$$

On exprime  $u_{i,2}$  et  $u_{i,3}$  en fonction de  $u_{i,1}$  dans (2) et (3). On les réinjecte ensuite dans la première ligne et on obtient,

$$\begin{cases} (r_{i,j} t_{i,j} w_{i,j}) u_{i,1} - w_{i,j} (s_{i,j} u_{i,1}) + t_{i,j} (v_{i,j} u_{i,1}) = 0 \\ t_{i,j} u_{i,2} = -s_{i,j} u_{i,1} \\ w_{i,j} u_{i,3} = -v_{i,j} u_{i,1} \end{cases}$$

Et donc, finalement,

$$\begin{cases} (r_{i,j}t_{i,j}w_{i,j} - s_{i,j}w_{i,j} + v_{i,j}t_{i,j})u_{i,1} = 0 \\ u_{i,2} = -\frac{s_{i,j}}{t_{i,j}}u_{i,1} \\ u_{i,3} = -\frac{v_{i,j}}{w_{i,j}}u_{i,1} \end{cases}$$

Or,

$$r_{i,j}t_{i,j}w_{i,j} - s_{i,j}w_{i,j} + v_{i,j}t_{i,j} = (2ax_e - 3x_e^2 - \lambda_i)(-1 - \lambda_i)(-r - \lambda_i) - (-2dx_e)(-r - \lambda_i) + (rb)(-1 - \lambda_i)$$

On reconnaît alors le polynôme caractéristique. La première équation est donc toujours vérifiée.

On a donc,  $\forall t \in \mathbb{R}$ ,

$$\begin{cases} u_{i,j}^1 = t \\ u_{i,j}^2 = -\frac{s_{i,j}}{t_{i,j}}t \\ u_{i,j}^3 = -\frac{v_{i,j}}{w_{i,j}}t \end{cases}$$

Afin d'appliquer numériquement ces résultats, on fixe les valeurs des paramètres comme suit,

$$(4.8) \quad (HR) \begin{cases} \dot{x} = y + 3x^2 - x^3 - z + I \\ \dot{y} = 1 - 5x^2 - y \\ \dot{z} = 0.001(4(x + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) - z)) \end{cases}$$

Les équilibres de ce système sont étudiés comme présenté précédemment et en utilisant les différentes notations précédentes, nous obtenons,

$$4p^3 + 27q^2 \approx 76.443755 > 0$$

Alors, cela implique l'existence et l'unicité d'un point d'équilibre du système (4.10),

$$M_e = (x_e, y_e, z_e) \text{ avec } x_e \approx -0.722126, y_e \approx -1.607329, z_e \approx 3.583632$$

La jacobienne en  $S_e$  est donc,

$$J_{S_e} = \begin{pmatrix} 6x_e - 3x_e^2 & 1 & -1 \\ -10x_e & -1 & 0 \\ 0.004 & 0 & -0.001 \end{pmatrix}$$

et ses valeurs propres, obtenues par la résolution du polynôme caractéristique

$$\lambda^3 + 6.898153\lambda^2 + -1.313209\lambda + 0.002676 = 0$$

sont,

$$\lambda_1 = 0.183381, \quad \lambda_2 = -7.083594, \quad \lambda_3 = 0.002060$$

Ainsi, le point d'équilibre  $(x_e, y_e, z_e)$  pour les paramètres fixés comme dans (4.8) est un noeud-col de variété instable de dimension 2 et de variété stable de dimension 1.

### 4.3 Dynamique asymptotique

Le comportement chaotique du système de Hindmarsh-Rose 1984 est présenté ici à l'aide d'outils numériques tels que des diagrammes de bifurcations, le plus grand exposant de Lyapunov, les séries temporelles et les portraits de phases, ou les applications de premier retour *Lorenz plot*. On rappelle que nous avons  $r \ll 1$  dans la troisième équation du système (4.1) et qu'ainsi, les deux premières équations de ce système décrivent la dynamique rapide tandis que la dernière décrit la dynamique lente.

Soient les paramètres,

$$(4.9) \quad a = 3, \quad d = 5, \quad s = 4, \quad x_1 = -\frac{1}{2}(1 + \sqrt{5})$$

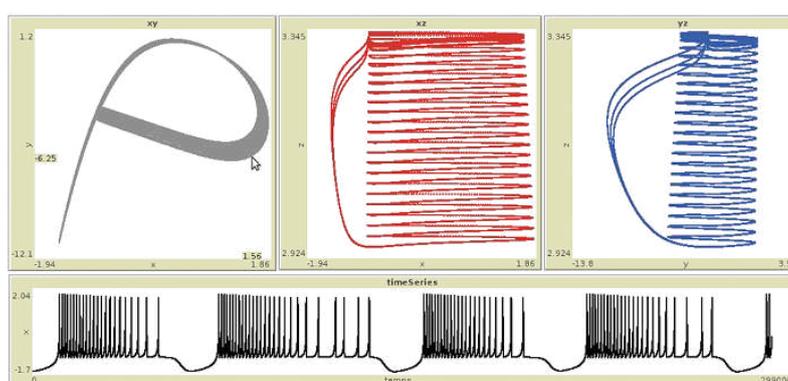


FIG. 4.2: Résultats numériques d'intégration du système (4.1) avec les paramètres donnés dans (4.9) et avec  $I = 3.25$  et  $r = 0.001$ . On y voit les projections du portrait de phase respectivement sur les plans  $(x, y)$ ,  $(x, z)$ ,  $(y, z)$  et une série temporelle  $(t, x)$  montrant plusieurs poussées de potentiels d'action (bursting).

Dans l'activité neuronale, on peut distinguer, entre autres, le repos du spiking, que l'on peut lui-même distinguer du bursting. On appelle *spiking* la génération continue de potentiels d'action (ou *spikes*) tandis que le *bursting* signifie une poussée ou un train rapide de potentiels d'action séparés par des périodes lentes, comme on peut le voir sur la figure 4.2. Ces phénomènes peuvent être observés sur les séries temporelles et les portraits de phase. La partie de l'attracteur qui s'enroule sur chaque portrait de phase correspond à la dynamique rapide, l'émission de spikes, tandis que la partie gauche correspond à la dynamique lente.

Les diagrammes de bifurcations, quant à eux, ne donnent pas d'information sur la dynamique lente-rapide (figure 4.3). En effet, afin d'obtenir ces diagrammes de bifurcations, on choisit une section de Poincaré qui coupe le portrait de phase par un plan passant par

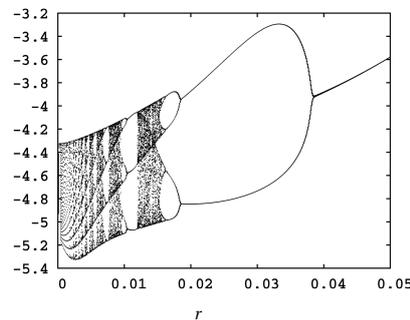


FIG. 4.3: Exemple de diagrammes de bifurcations en fonction de  $r$  sur le plan  $(r, y)$  pour le système (4.1) avec les paramètres de (4.9) et pour  $I = 3.25$ .

le point d'équilibre situé dans le "trou" de l'attracteur, c'est à dire dans la partie droite des portraits de phase donnés figure 4.2. Ainsi, les diagrammes de bifurcations que nous présenterons dans la suite donnent des informations sur l'évolution qualitative de la dynamique rapide du système (4.1).

Dans l'étude de la dynamique neuronale, la localisation des bifurcations donne des indications sur les transitions entre les phases de repos et les périodes d'activité. Cela permet aussi d'avoir des indications sur le type d'activité.

Dans cette partie, nous nous intéressons à l'étude numérique des bifurcations de codimension un, c'est à dire aux bifurcations que seul un paramètre (une condition) fait apparaître. Dans un premier temps, on choisit le petit paramètre  $r$  comme paramètre de bifurcation et dans un second temps, c'est le courant injecté  $I$  qui jouera ce rôle.

#### 4.3.1 Et si le paramètre $r$ varie ?

Dans le système (4.1), le paramètre  $r$  représente la différence d'échelle de temps entre la dynamique rapide (spikes) et la dynamique lente (interspikes ou interbursts). C'est donc un paramètre très spécial qui joue un rôle primordial et c'est pourquoi nous regardons l'évolution qualitative du système (4.1) sous l'effet des variations de ce paramètre (voir aussi [30]).

Rappelons qu'un diagramme de bifurcations montre l'évolution du comportement asymptotique d'un système dynamique sous l'effet de la variation d'un paramètre, ici  $r$ .

Les maxima locaux successifs (ou application de premier retour de Lorenz) est une méthode numérique relativement fiable qui donne des informations sur la présence (ou non) de chaos pour des paramètres fixés. Cette application donne le maximum local de  $z$  en fonction du maximum local qui le précède. Par exemple, lorsque la courbe de cette

application est unimodale avec la forme de l'application de Hénon (skewed), alors cela indique que le comportement du système, pour ces paramètres, peut être chaotique. Les exposants de Lyapunov sont des outils numériques qui mesurent la sensibilité aux conditions initiales et qui donnent ainsi une idée de la présence ou non d'un comportement chaotique. Si tous les exposants de Lyapunov sont négatifs, alors deux trajectoires relativement proches vont le rester, tandis que la présence d'un exposant de Lyapunov positif implique que deux trajectoires initialement proches vont diverger. Tracer le plus grand des exposants de Lyapunov en fonction des valeurs du paramètre de bifurcation donne donc une idée du caractère chaotique ou non pour certaines plages de paramètres. L'observation des portraits de phase peut permettre de confirmer la présence ou non d'une dynamique chaotique pour des paramètres fixés.

La figure 4.4(a) présente le diagramme de bifurcations en fonction du paramètre de bifurcation  $r$  pour  $r \in [0, 0.05]$ . Afin de faire une étude plus précise de la dynamique asymptotique du système (4.1) pour différentes valeurs de  $r$ , les figures 4.4(b),(c),(d) sont des agrandissements de la figure 4.4(a).

Sur la figure 4.4(b), on peut voir, entre autres, qu'il existe une valeur  $r_1$  de  $r$ , avec  $r_1 \in [0.00041, 0.00049]$  du paramètre  $r$  pour laquelle le comportement du modèle change brutalement. En effet, pour tout  $r < r_1$ , le neurone émet des potentiels d'action répétés (tonic spiking), tandis que pour tout  $\forall r > r_1$ , le neurone génère des poussées de potentiels d'action (bursting). De plus, cette figure montre que le système (4.1) avec les paramètres donnés dans (4.9) et  $I = 3.25$  n'a pas de comportement chaotique pour  $r \in [r_1, 0.002]$ .

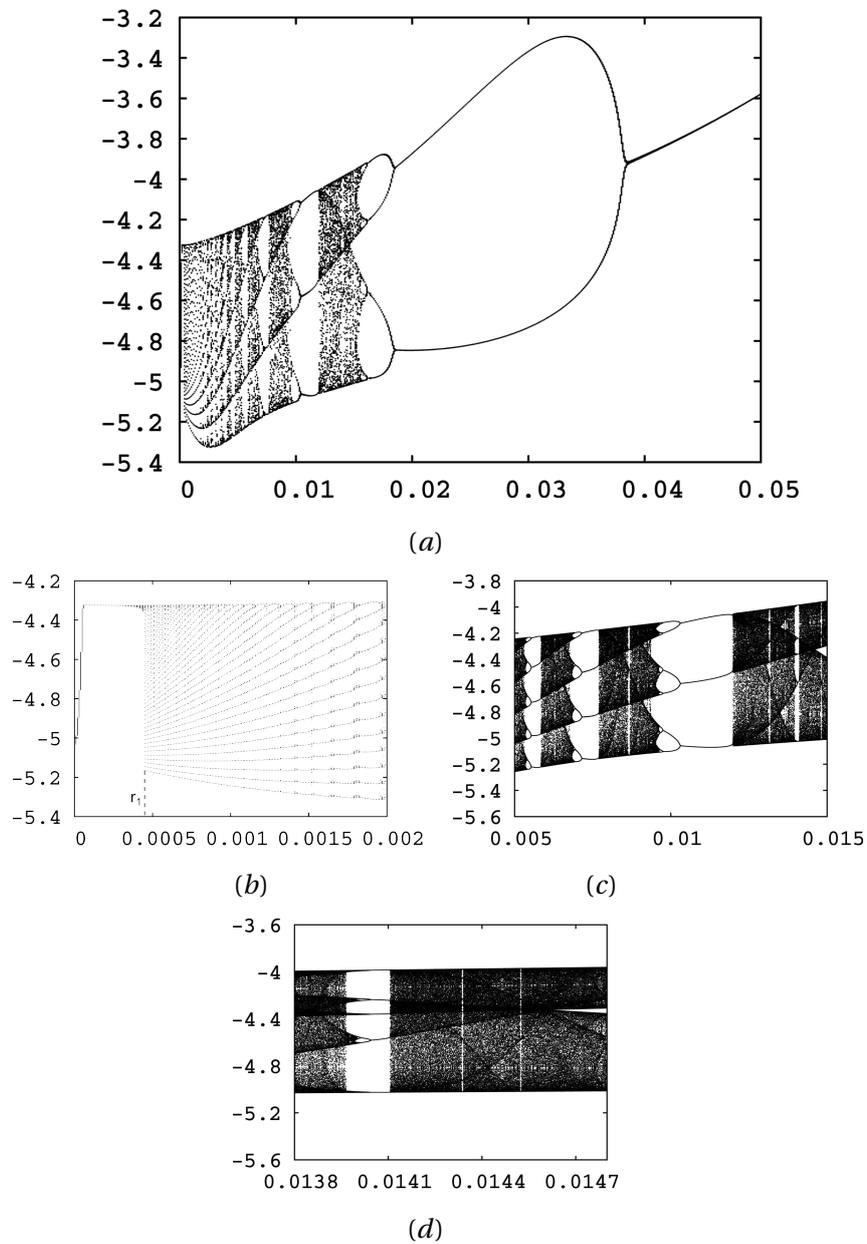


FIG. 4.4: Diagrammes de bifurcations sur le plan  $(r, y)$  pour le système (4.1) avec les paramètres de (4.9) et pour  $I = 3.25$ . (a) On peut voir une cascade de dédoublement de période inversée pour  $r \in [0, 0.05]$ . (b) Agrandissement de la figure (a) pour  $r \in ]0; 0.002]$ . (c) Agrandissement de la figure (a) pour  $r \in [0.005; 0.015]$ . (d) Agrandissement de la figure (c) pour  $r \in [0.0138; 0.0147]$ .

Sur la figure 4.5(a), on peut voir que l'application des maxima locaux successifs pour  $r = 0.0005$  donne une courbe qui longe la diagonale. Ainsi, le modèle n'est pas chaotique pour  $r = 0.0005$ . La figure 4.5(b) confirme cette observation pour  $r \in [r_1, 0.002]$ , étant donné que le plus grand exposant de Lyapunov reste très proche de zéro. Les séries temporelles et les différentes projections du portrait de phase de la figure 4.6 montrent que la variation du paramètre  $r$  entraîne un changement de comportement du système (4.1), qui passe du spiking (a) au bursting périodique (b), (c), (d). Ces figures confirment le caractère non-chaotique du comportement du système pour  $r \in [r_1, 0.002]$ .

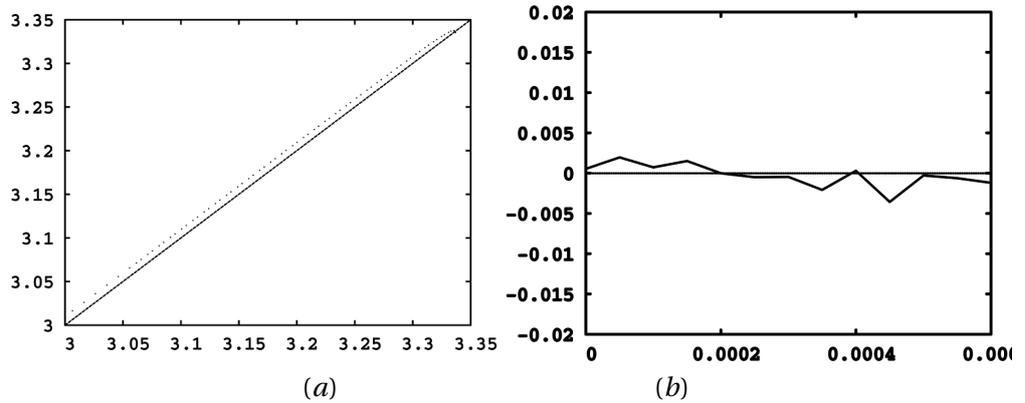


FIG. 4.5: Le système considéré est le système (4.1) avec les paramètres donnés dans (4.9) et avec  $I = 3.25$ . (a) Maxima locaux successifs en  $z$  (i.e. 'Lorenz plot') pour  $r = 0.0005$ . Cette application ne donne pas la forme caractéristique de la présence du chaos pour ces valeurs de paramètres et on peut donc dire que ce système ne doit pas avoir de comportement chaotique pour ces valeurs de paramètres. (b) Le plus grand exposant de Lyapunov est numériquement très proche de zéro pour  $r \in [0; 0.002]$ , et en particulier pour  $r \approx 0.0005$ .

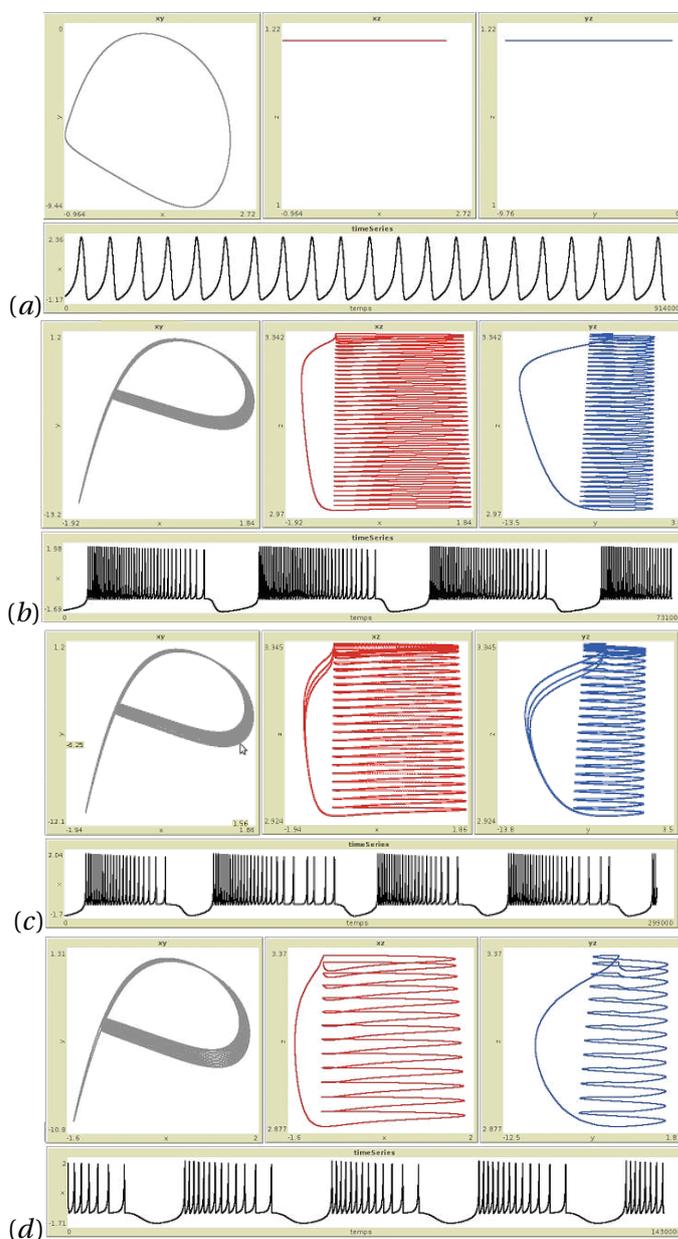


FIG. 4.6: Projections du portrait de phase sur les plans  $(x, y)$ ,  $(x, z)$  et  $(y, z)$  et séries temporelles du système (4.1) avec les paramètres fixés donnés dans (4.9) et  $I = 3.25$  pour (a)  $r = 0.0002$ , (b)  $r = 0.0005$ , (c)  $r = 0.001$ , (d)  $r = 0.002$ . En fonction de la valeur du paramètre  $r$  choisie, le neurone peut générer du spiking ((a)) ou du bursting ((b), (c), (d)). Par ailleurs, sur (b), (c) et (d), on voit que le nombre de spikes par burst décroît lorsque  $r$  augmente.

L'agrandissement de la figure 4.4(a) pour  $r \in [0.005, 0.015]$  que l'on peut voir sur la figure 4.4(c) montre non seulement une cascade de dédoublement de période inversée commençant à la période 3, à la période 4 ou à la période 5, mais aussi des parties plus sombres, qui sont des preuves numériques de la présence de chaos. D'autres preuves numériques peuvent être étudiées, comme l'application de Lorenz pour  $r = 0.008$ , que l'on peut voir sur la figure 4.7(a) qui présente une application unimodale caractéristique de la présence de chaos. À la fois la positivité du plus grand exposant de Lyapunov (figure 4.7(b)) ou les séries temporelles et les projections des portraits de phase de la figure 4.8 indiquent un comportement chaotique du système pour différents intervalles de  $r$  dans  $r \in [0.005, 0.015]$ .

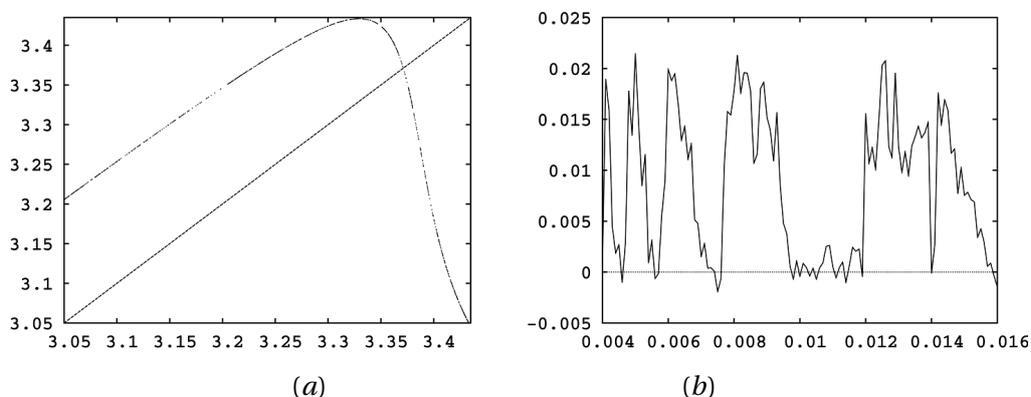


FIG. 4.7: Le système considéré est le système (4.1) avec les paramètres donnés dans (4.9) et avec  $I = 3.25$ . (a) Maxima locaux successifs en  $z$  (i.e. 'Lorenz plot') pour  $r = 0.008$ . On remarque la courbe unimodale, caractéristique numérique de la présence de chaos. (b) Le plus grand exposant de Lyapunov pour  $r \in [0.004; 0.016]$ , est positif lorsque  $r \approx 0.008$ .

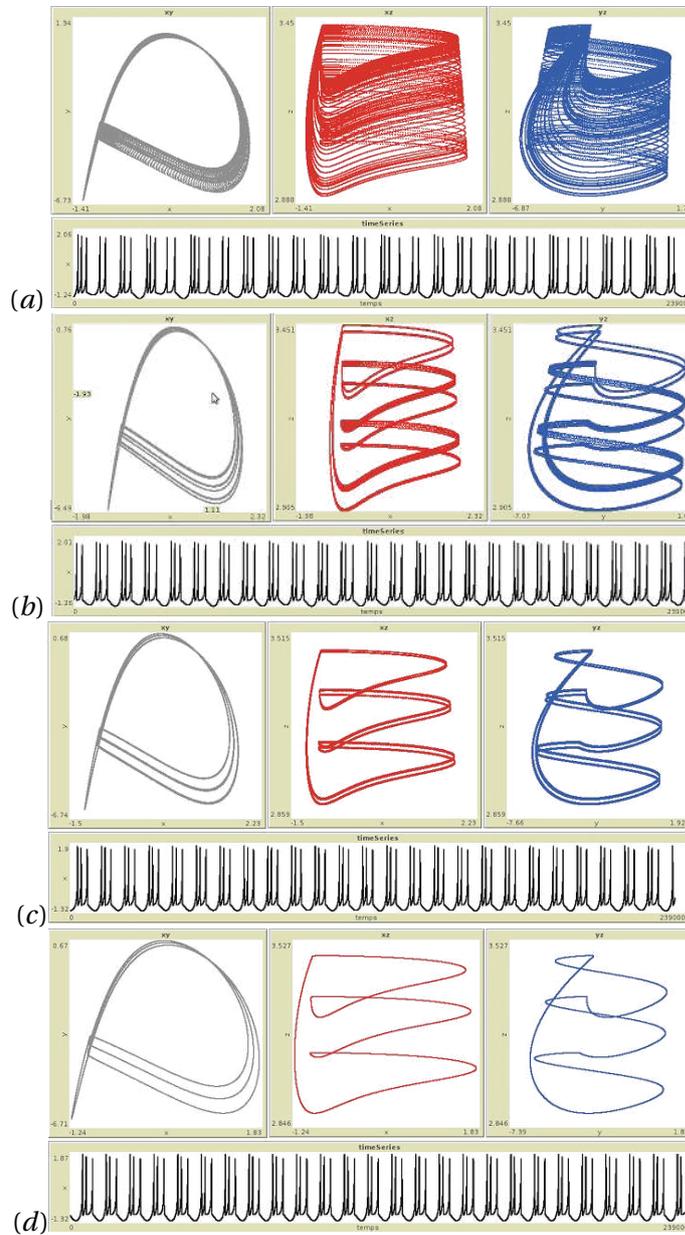


FIG. 4.8: Projections du portrait de phase sur les plans  $(x, y)$ ,  $(x, z)$  et  $(y, z)$  et séries temporelles du système (4.1) avec les paramètres fixés donnés dans (4.9) et  $I = 3.25$  pour (a)  $r = 0.008$ , (b)  $r = 0.0095$ , (c)  $r = 0.01$ , (d)  $r = 0.011$ . On peut remarquer une cascade de dédoublement de période inversée débutant par une période 3.

Pour  $r \in [0.0138, 0.0148]$ , l'agrandissement de la figure 4.4(c) que l'on peut voir sur la figure 4.4(d) montre également un signe de comportement chaotique du système (4.1). Cela est confirmé non seulement par l'application de Lorenz pour  $r = 0.0145$  (figure 4.9(a)) mais aussi par un plus grand exposant de Lyapunov positif sur la partie gauche de la figure 4.9(b) ainsi que par les séries temporelles et portraits de phase présentés sur la figure 4.10(a).

La partie droite de la figure 4.4(a) montre une cascade de dédoublement de période inversée. Plus le paramètre  $r$  augmente, plus le nombre de spikes au sein d'un burst diminue, jusqu'à ce que le comportement de bursting disparaisse pour faire place à du spiking. Ce phénomène est également visible sur les figures 4.10(b),(c),(d).

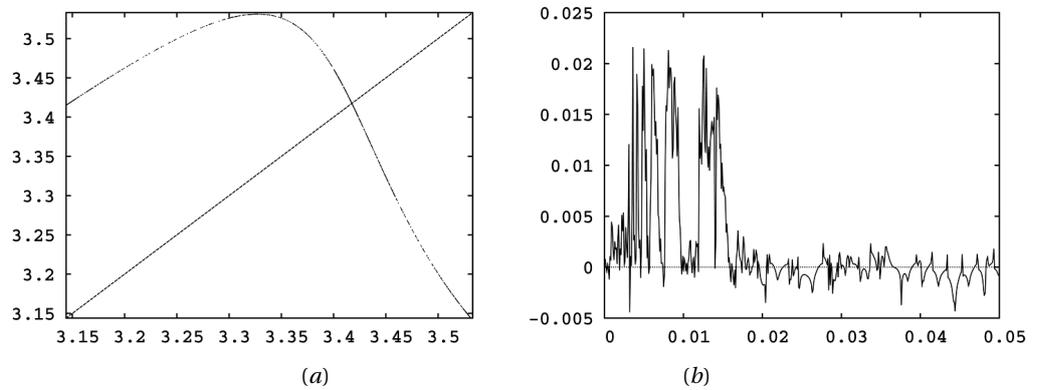


FIG. 4.9: Le système considéré est le système (4.1) avec les paramètres donnés dans (4.9) et avec  $I = 3.25$ . (a) Maxima locaux successifs en  $z$  (i.e. 'Lorenz plot') pour  $r = 0.0145$ . On reconnaît la courbe unimodale signature numérique du chaos. (b) Le plus grand exposant de Lyapunov pour  $r \in [0; 0.05]$ . Il est positif pour  $r = 0.0145$  et confirme numériquement la présence de chaos pour ces valeurs de paramètres.

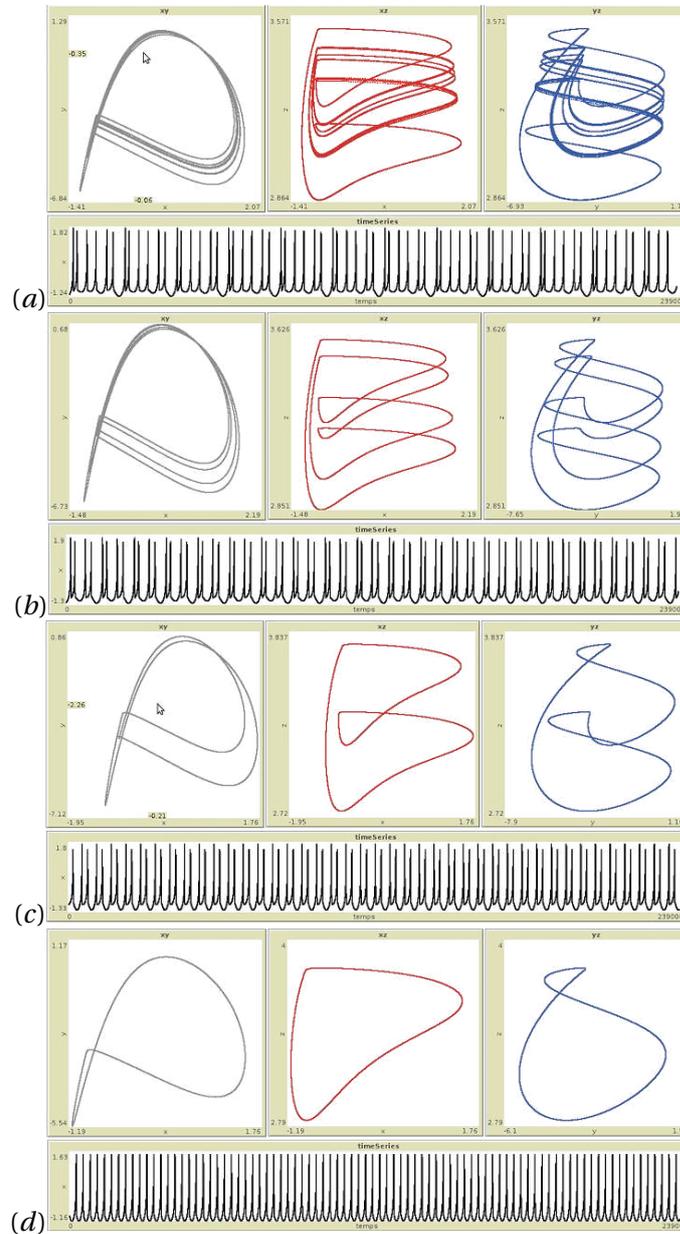


FIG. 4.10: Projections du portrait de phase sur les plans  $(x, y)$ ,  $(x, z)$  et  $(y, z)$  et séries temporelles du système (4.1) avec les paramètres fixés donnés dans (4.9) et  $I = 3.25$  pour (a)  $r = 0.0145$ , (b)  $r = 0.017$ , (c)  $r = 0.03$ , (d)  $r = 0.05$ . Alors que le paramètre de bifurcation augmente, la période, correspondant au nombre de spikes par burst décroît. Une cascade classique de dédoublement de période peut être observée.

### 4.3.2 Et si le paramètre $I$ varie ?

Le paramètre  $I$  correspond au courant injecté dans le neurone. Ainsi, il peut être contrôlé par exemple lors d'expérimentations. Dans cette partie, c'est ce paramètre qui jouera le rôle de paramètre de bifurcation.

La figure 4.11(a) présente le diagramme de bifurcations en fonction du paramètre  $I$  pour  $I \in [1.25, 4]$  et la figure 4.11(b) est un agrandissement de la figure 4.11(a) pour  $I \in [3.25, 3.3]$ .

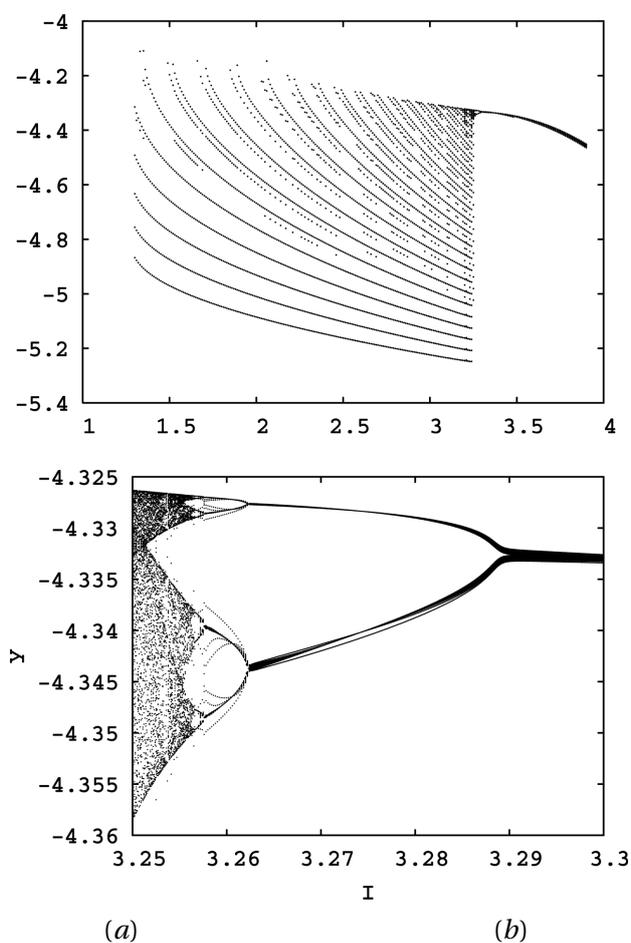


FIG. 4.11: (a) Diagrammes de bifurcations du modèle HR avec les paramètres (4.9) et  $r = 0.001$ . Lorsque le courant injecté augmente, le nombre de branches sur le diagramme de bifurcations augmente également. (b) Agrandissement de (a) pour  $I \in [3.25; 3.3]$ .

La figure 4.12(a) présente l'application de Lorenz pour ce système avec  $I = 3.25$ , qui indique numériquement que pour ces valeurs de paramètres, le système n'est pas chaotique. Cette observation est confirmée par le plus grand exposant de Lyapunov proposé sur la figure 4.12(b) qui est proche de zéro pour  $I \in [3, 3.5]$ .

Les projections du portrait de phase sur les plans  $(x, y)$ ,  $(x, z)$  et  $(y, z)$  ainsi que les séries temporelles données sur la figure 4.13 montrent un comportement périodique du système (4.1) pour ces valeurs du paramètre  $I$ .

De plus, pour chaque valeur de  $I$ , il y a le même nombre de branches sur le diagramme de bifurcation (figure 4.11) que de spikes par burst sur les séries temporelles et de tours sur les portraits de phase (figure 4.13). Ce nombre correspond à la période du cycle limite associé.

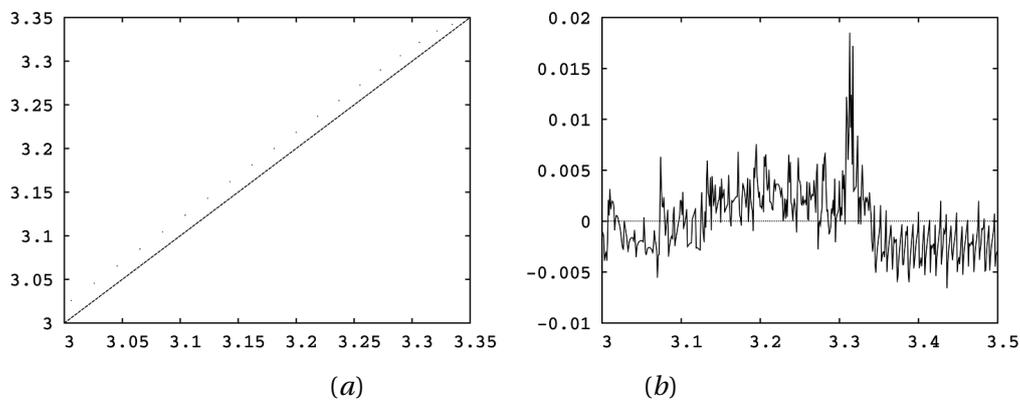


FIG. 4.12: Le système considéré est le système (4.1) avec les paramètres donnés dans (4.9) et avec  $r = 0.001$ . (a) Maxima locaux successifs en  $z$  (i.e. 'Lorenz plot') pour  $I = 3.25$ . Cette courbe n'a pas la forme unimodale classique de la présence de chaos pour ces valeurs de paramètres. (b) Le plus grand exposant de Lyapunov pour  $I \in [3; 3.5]$ . Pour  $I \approx 3.25$ , cet exposant de Lyapunov est très proche de zéro.

#### 4. MODÈLE DE HINDMARSH-ROSE - 3D

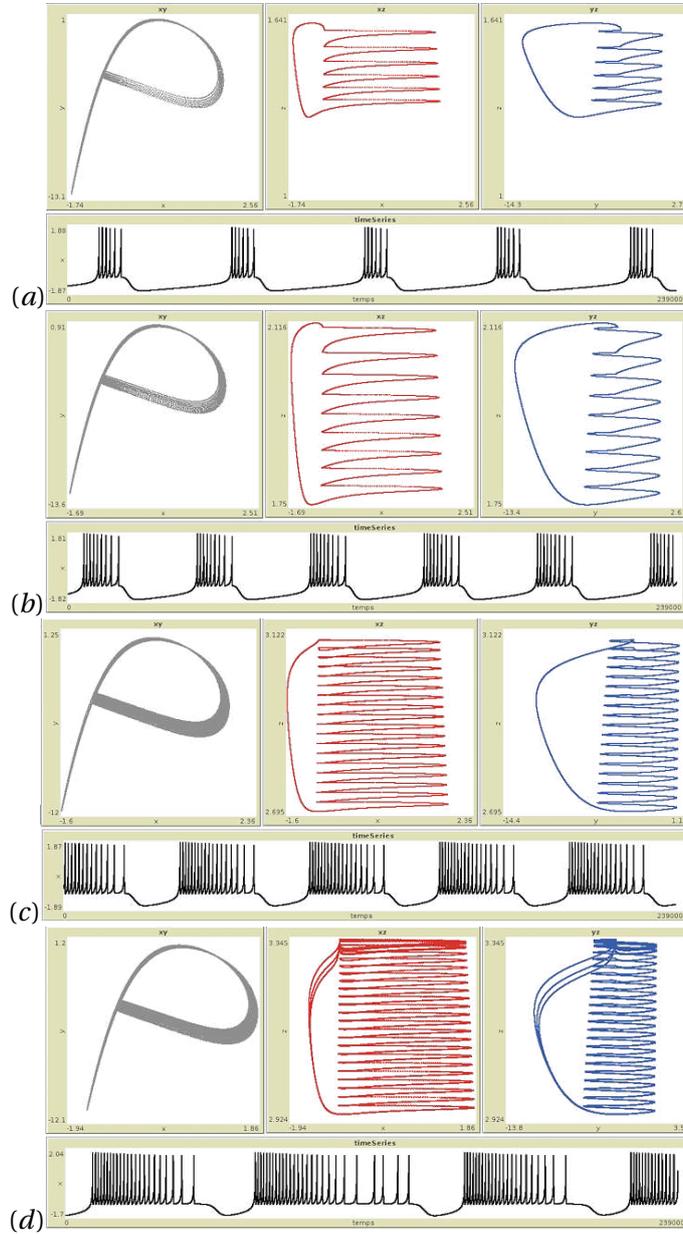


FIG. 4.13: Projections du portrait de phase sur les plans  $(x, y)$ ,  $(x, z)$  et  $(y, z)$  et séries temporelles du système (4.1) avec les paramètres fixés donnés dans (4.9) et  $r = 0.001$  pour (a)  $I = 1.5$ , (b)  $I = 2$ , (c)  $I = 3$ , (d)  $I = 3.25$ . On remarque que plus le courant injecté augmente ( $I \in [1.4; 3.25]$ ), plus le nombre de spikes par burst augmente.

## 4.4 Existence et direction d'une bifurcation de Hopf

Rappelons que le système de Hindmarsh-Rose à trois équations est donné par,

$$(4.10) \quad \begin{cases} \dot{x} &= y + ax^2 - x^3 - z + I \\ \dot{y} &= 1 - dx^2 - y \\ \dot{z} &= r(s(x - x_1) - z) \end{cases}$$

### 4.4.1 Bifurcation de Hopf en fonction de $r$

Soit  $S_e = (x_e, y_e, z_e)$  un point d'équilibre du système (4.10). Sous la transformation linéaire,  $x_1 = x - x_e$ ,  $y_1 = y - y_e$ ,  $z_1 = z - z_e$ . Ce système devient,

$$(4.11) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 &= (2ax_e - 3x_e^2)x_1 + y_1 - z_1 + \hat{F}_1(x_1, y_1, z_1) \\ \dot{y}_1 &= -2dx_ex_1 - y_1 + \hat{F}_2(x_1, y_1, z_1) \\ \dot{z}_1 &= rsx_1 - rz_1 + \hat{F}_3(x_1, y_1, z_1) \end{cases}$$

dans lequel  $\hat{F}_j(x_1, y_1, z_1)$ ,  $j = 1, 2, 3$  sont les termes non-linéaires donnés par,

$$\hat{F}_1(x_1, y_1, z_1) = -x_1^3 + (a - 3x_e)x_1^2, \quad \hat{F}_2(x_1, y_1, z_1) = -dx_1^2, \quad \hat{F}_3(x_1, y_1, z_1) = 0$$

Rappelons le théorème suivant de *Poincaré-Andronov-Hopf*,

**Théorème 3** *Si la matrice jacobienne  $M(r)$  du système (4.10) a deux valeurs propres complexes conjuguées,  $\lambda_{1,2}(r) = \alpha(r) \pm i\omega(r)$  et une valeur propre réelle  $\lambda_3$ , de telle sorte que pour une certaine valeur critique  $r_c$  du paramètre  $r$ , les deux propriétés suivantes soient vérifiées,*

$$(4.12) \quad \alpha(r_c) = 0 \text{ et } \frac{\partial}{\partial r} \alpha(r)|_{r=r_c} \neq 0$$

$$(4.13) \quad \lambda_3(r_c) < 0$$

alors  $(S_e, r_c)$  est un point de bifurcation de Hopf, où  $S_e$  est un point d'équilibre.

Ce théorème nous permet d'écrire la proposition suivante,

**Proposition 2** *Avec les notations (4.17), (4.19) et (4.20), si les deux conditions suivantes sont vérifiées,*

$$(4.14) \quad 4\rho^3 + 27\sigma^2 > 0$$

$$(4.15) \quad \frac{2}{3}(a-d) < x_e < 0$$

alors lorsque le paramètre  $r$  passe la valeur  $r_c$ , le système (4.10) subit une bifurcation de Hopf au point d'équilibre  $S_e$  et  $r_c$  est défini par,

$$(4.16) \quad r_c = \frac{-((1-m_{11})^2 - m_{11}s) + \Delta^{\frac{1}{2}}}{2(1-m_{11}+s)}$$

où  $m_{11} = 2ax_e - 3x_e^2$ ,  $m_{21} = -2dx_e$  et  $\Delta = [(1-m_{11})^2 - m_{11}s]^2 + 4(1-m_{11}+s)(m_{11}+m_{21})(1-m_{11})$ ,

En effet, la matrice jacobienne  $M(r)$  du système (4.11) est donnée par,

$$(4.17) \quad M(r) = (m_{ij})_{1 \leq i, j \leq 3} = \begin{pmatrix} 2ax_e - 3x_e^2 & 1 & -1 \\ -2dx_e & -1 & 0 \\ rs & 0 & -r \end{pmatrix}$$

et le polynôme caractéristique correspondant est,

$$(4.18) \quad f(\lambda(r)) = \lambda^3(r) + P(r)\lambda^2(r) + Q(r)\lambda(r) + R(r)$$

où,

$$(4.19) \quad P(r) = 1 - m_{11} + r, \quad Q(r) = (1 - m_{11} + s)r - m_{11} - m_{21}, \quad R(r) = r(s - m_{11} - m_{21})$$

Si l'on pose,

$$(4.20) \quad \lambda(r) = \nu(r) - \frac{P(r)}{3}, \quad \rho(r) = Q(r) - \frac{P^2(r)}{3}, \quad \sigma(r) = \frac{2P^3(r)}{27} - \frac{P(r)Q(r)}{3} + R(r)$$

l'équation (4.18) devient,

$$\nu^3(r) + \rho(r)\nu(r) + \sigma(r) = 0,$$

qui nous donne les valeurs propres de  $M(r)$ .

Le signe de  $4\rho^3(r) + 27\sigma^2(r)$  donne le nombre de valeurs propres réelles et complexes de cette matrice. Ainsi, si  $4\rho^3(r) + 27\sigma^2(r) > 0$ , c'est à dire, si la condition (4.14) est vérifiée, la matrice  $M(r)$  a deux valeurs propres complexes conjuguées  $\lambda_{1,2}(r) = \alpha(r) \pm i\omega(r)$  et une réelle,  $\lambda_3(r)$ .

Étudions maintenant l'existence d'une valeur critique  $r_c$  du paramètre  $r$  de telle sorte que la condition (4.12) soit satisfaite.

A partir de (4.17), (4.18) et (4.19), les relations entre racines et coefficients d'un polynôme donnent,

1.  $\lambda_1(r) + \lambda_2(r) + \lambda_3(r) = -P(r) \implies 2\alpha(r) + \lambda_3(r) = -P(r)$
2.  $\lambda_1(r)\lambda_2(r) + \lambda_1(r)\lambda_3(r) + \lambda_2(r)\lambda_3(r) = Q(r) \implies \alpha^2(r) + \omega^2(r) + 2\alpha(r)\lambda_3 = Q(r)$
3.  $\lambda_1(r)\lambda_2(r)\lambda_3(r) = -R(r) \implies (\alpha^2(r) + \omega^2(r))\lambda_3(r) = -R(r)$

D'où,

$$\begin{aligned} 2\alpha(r) + \lambda_3(r) &= -P(r) \\ \alpha^2(r) + \omega^2(r) + 2\alpha(r)\lambda_3(r) &= Q(r) \\ (\alpha^2(r) + \omega^2(r))\lambda_3(r) &= -R(r) \end{aligned}$$

Pour  $r = r_c$ , l'égalité  $\alpha(r_c) = 0$  implique les relations suivantes,

$$(4.21) \quad \lambda_3(r_c) = -P(r_c), \quad \omega(r_c)^2 = Q(r_c), \quad \omega(r_c)^2\lambda_3(r_c) = -R(r_c)$$

Ainsi,

$$(4.22) \quad P(r_c)Q(r_c) = R(r_c)$$

Cette équation (4.22) peut être écrite,

$$(1 - m_{11} + r)((1 - m_{11} + s)r - m_{11} - m_{21}) = r(s - m_{11} - m_{21})$$

ou encore,

$$(4.23) \quad (1 - m_{11} + s)r_c^2 + [(1 - m_{11})^2 - m_{11}s]r_c - (m_{11} + m_{21})(1 - m_{11}) = 0$$

Soit,

$$\Delta = [(1 - m_{11})^2 - m_{11}s]^2 + 4(1 - m_{11} + s)(m_{11} + m_{21})(1 - m_{11}).$$

Le polynôme admet donc deux solutions réelles  $r_{\pm}$  si  $\Delta > 0$ , i.e. si  $[(1 - m_{11})^2 - m_{11}s]^2 + 4(1 - m_{11} + s)(m_{11} + m_{21})(1 - m_{11}) > 0$ .

Si  $[(1 - m_{11})^2 - m_{11}s]^2 > 0$  et  $4(1 - m_{11} + s)(m_{11} + m_{21})(1 - m_{11}) > 0$ , alors  $\Delta > 0$ . La première de ces 2 conditions est toujours vérifiée et la seconde est vérifiée si tous les facteurs sont positifs.

Or  $m_{11} = 2ax_e - 3x_e^2 = x_e(2a - 3x_e)$ .

Si  $x_e < 0$ , alors  $-3x_e > 0$  et donc  $2a - 3x_e > 0$  car  $a > 0$ , donc dans ce cas, on a  $m_{11} < 0$ .

Si  $m_{11} < 0$ , alors  $1 - m_{11} > 0$  et  $1 - m_{11} + s > 0$  car  $s > 0$ . Donc sous la condition  $x_e < 0$ , deux des coefficients sont positifs.

Il reste à trouver les conditions pour lesquelles le coefficient  $m_{11} + m_{21}$  est positif.

$$m_{11} + m_{21} = 2ax_e + 3x_e^2 - 2dx_e = x_e(2a - 3x_e - 2d)$$

Or si  $x_e < 0$ , il faut donc que  $2a - 3x_e - 2d < 0$  i.e.  $2(a - d) < 3x_e$ .

Donc, si

$$\frac{2}{3}(a - d) < x_e \text{ et } x_e < 0$$

alors  $m_{11} + m_{21} > 0$  et donc  $4(1 - m_{11} + s)(m_{11} + m_{21})(1 - m_{11}) > 0$ . Ainsi, si la condition (4.15) est satisfaite, alors l'équation (4.23) a deux solutions qui sont,

$$r_{\pm} = \frac{-((1 - m_{11})^2 - m_{11}s) \pm \Delta^{\frac{1}{2}}}{2(1 - m_{11} + s)}$$

Par ailleurs, sous les conditions précédentes, on a  $m_{11} < 0$  donc  $2(1 - m_{11} + s) > 0$ . Le dénominateur étant positif, le signe de  $r_{\pm}$  est le même que celui du numérateur

$$-((1 - m_{11})^2 - m_{11}s) \pm \Delta^{\frac{1}{2}}$$

Or,  $(1 - m_{11})^2 > 0$  et  $m_{11}s < 0$  donc  $-[(1 - m_{11})^2 - m_{11}s] < 0$ .

De plus,  $\Delta = [(1 - m_{11})^2 - m_{11}s]^2 + 4(1 - m_{11} + s)(m_{11} + m_{21})(1 - m_{11})$  et  $4(1 - m_{11} + s)(m_{11} + m_{21})(1 - m_{11}) > 0$  donc  $\sqrt{\Delta} > (1 - m_{11})^2 - m_{11}s$ .

Ainsi,  $-[(1 - m_{11})^2 - m_{11}s] + \sqrt{\Delta} > 0$  et  $-[(1 - m_{11})^2 - m_{11}s] - \sqrt{\Delta} < 0$ .

On a donc  $r_c > 0$  et  $r_- < 0$ . Le sens biologique du paramètre  $r$ , correspondant à la différence d'échelle de temps entre la dynamique rapide et la dynamique lente, implique que seul le cas  $r_c$  doit être pris en compte.

De plus, si  $x_e < 0$ , alors  $m_{11} < 0$  et ainsi,  $P(r_c) > 0$ . Par conséquent,  $\lambda_3(r) < 0$  et la condition (4.13) est vérifiée.

Rappelons que le polynôme caractéristique de la matrice jacobienne est donnée par,

$$f(\lambda(r)) = \lambda(r)^3 + P(r)\lambda(r)^2 + Q(r)\lambda(r) + R(r)$$

La dérivée par rapport à  $r$  est,

$$\frac{\partial f(r)}{\partial r} = 3\lambda(r)^2 \frac{\partial \lambda(r)}{\partial r} + \frac{\partial P(r)}{\partial r} \lambda(r)^2 + 2P(r)\lambda(r) \frac{\partial \lambda(r)}{\partial r} + \frac{\partial Q(r)}{\partial r} \lambda(r) + Q(r) \frac{\partial \lambda(r)}{\partial r} + \frac{\partial R(r)}{\partial r}$$

Or  $\lambda(r) = \alpha(r) + i\omega(r)$ , donc on a  $\frac{\partial \lambda(r)}{\partial r} = \frac{\partial \alpha(r)}{\partial r} + i \frac{\partial \omega(r)}{\partial r}$ .

On a donc,

$$\begin{aligned} \frac{\partial f(r)}{\partial r} &= 3(\alpha(r) + i\omega(r))^2 \left( \frac{\partial \alpha(r)}{\partial r} + i \frac{\partial \omega(r)}{\partial r} \right) \\ &+ \frac{\partial P(r)}{\partial r} (\alpha(r) + i\omega(r))^2 + 2P(r)(\alpha(r) + i\omega(r)) \left( \frac{\partial \alpha(r)}{\partial r} + i \frac{\partial \omega(r)}{\partial r} \right) \\ &+ \frac{\partial Q(r)}{\partial r} (\alpha(r) + i\omega(r)) + Q(r) \left( \frac{\partial \alpha(r)}{\partial r} + i \frac{\partial \omega(r)}{\partial r} \right) + \frac{\partial R(r)}{\partial r} \end{aligned}$$

Or,  $r_c$  est tel que  $\alpha(r_c) = 0$ . Ainsi, on a,

$$\begin{aligned} \frac{\partial f(r_c)}{\partial r} = & -3\omega^2(r_c) \left( \frac{\partial \alpha(r_c)}{\partial r} + i \frac{\partial \omega(r_c)}{\partial r} \right) - \frac{\partial P(r_c)}{\partial r} \omega^2(r_c) + 2P(r_c) i \omega(r_c) \left( \frac{\partial \alpha(r_c)}{\partial r} + i \frac{\partial \omega(r_c)}{\partial r} \right) \\ & + \frac{\partial Q(r_c)}{\partial r} i \omega(r_c) + Q(r_c) \left( \frac{\partial \alpha(r_c)}{\partial r} + i \frac{\partial \omega(r_c)}{\partial r} \right) + \frac{\partial R(r_c)}{\partial r} \end{aligned}$$

La séparation des parties réelles et imaginaires de  $\frac{\partial f(r)}{\partial r} = 0$ , sachant que  $\omega^2(r_c) = Q(r_c)$ , donne,

$$\begin{aligned} 2Q(r_c) \frac{\partial \alpha}{\partial r}(r_c) &= \frac{\partial R}{\partial r}(r_c) - \frac{\partial P}{\partial r}(r_c) Q(r_c) - 2P(r_c) \omega(r_c) \frac{\partial \omega}{\partial r}(r_c) \\ 2\omega(r_c) \frac{\partial \omega}{\partial r}(r_c) &= 2 \frac{\partial \alpha}{\partial r}(r_c) P(r_c) + \frac{\partial Q}{\partial r}(r_c) \end{aligned}$$

On a donc,

$$\frac{\partial \alpha}{\partial r}(r_c) = \frac{\frac{\partial R(r)}{\partial r}(r_c) - \frac{\partial P(r)}{\partial r}(r_c) Q(r_c) - P(r_c) \frac{\partial Q(r)}{\partial r}(r_c)}{2[Q(r_c) + P(r_c)^2]}$$

Ainsi, le signe de  $\frac{\partial \alpha(r_c)}{\partial r}$  est celui de numérateur.

On a  $P(r) = 1 - m_{11} + r$ ,  $Q(r) = (1 - m_{11} + s)r - m_{11} - m_{21}$ ,  $R(r) = r(s - m_{11} - m_{21})$ ,

$$\begin{aligned} & \frac{\partial R(r)}{\partial r}(r_c) - \frac{\partial P(r)}{\partial r}(r_c) Q(r_c) - P(r_c) \frac{\partial Q(r)}{\partial r}(r_c) = \\ &= s - m_{11} - m_{21} - 1((1 - m_{11} + s)r - m_{11} - m_{21}) - (1 - m_{11} + r)(1 - m_{11} + s) \\ &= -(1 - m_{11})^2 - 2r(1 + s) + m_{11}(s + 2r) \\ &< 0 \end{aligned}$$

car  $s > 0$ ,  $r > 0$  et  $m_{11} < 0$  sous les conditions précédemment présentées.

Par conséquent, si  $4r^3(r) + 27s^2(r) > 0$  et  $\frac{2}{3}(a - d) < x_e < 0$ , alors  $(S_e, r_c)$  est un point de bifurcation du système (4.10).

#### 4.4.2 Direction, stabilité et période de la bifurcation de Hopf

Dans cette partie, la direction, la stabilité et la période de la bifurcation de Hopf périodique pour le système (4.10) sont étudiées par la méthode de Hassard [16, 34, 35, 52, 85]. Cette méthode, par le calcul de nombreux coefficients venant des formes normales, permet d'obtenir des conditions sur la stabilité, la direction et la période de de la bifurcation de Hopf.

On rappelle que les valeurs propres complexes en  $r_c$  sont données par  $\lambda_{1,2}(r_c) = \pm i\omega(r_c)$ . Posons  $\omega_0$  la valeur  $\omega(r_c) > 0$  et  $v_j$ ,  $j = 1, 2, 3$ , les vecteurs propres de la matrice  $M(r_c)$ , donnée dans (4.17), associés aux valeurs propres  $\lambda_j$ . Les équations (4.21) impliquent,

$$\lambda_j = \pm i\omega_0 = \pm iQ^{1/2}(r_c), \quad j = 1, 2, \quad \text{et} \quad \lambda_3 = -P(r_c).$$

Le vecteur propre associé à  $\lambda_1 = i\omega_0$  est  $v_1 = (x, y, z)^T$  tel que,

$$\begin{pmatrix} m_{11} - i\omega_0 & 1 & -1 \\ m_{21} & -1 - i\omega_0 & 0 \\ r_c s & 0 & -r_c - i\omega_0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$\Leftrightarrow \begin{cases} (m_{11} - i\omega_0)x + y - z = 0 \\ m_{21}x - (1 + i\omega_0)y = 0 \\ r_c s x - (r_c + i\omega_0)z = 0 \end{cases}$$

Ainsi, si  $x = 1$ , alors,

$$y = \frac{m_{21}}{1 + i\omega_0} = \frac{m_{21}(1 - i\omega_0)}{1 + \omega_0^2}$$

et,

$$z = \frac{r_c s}{r_c + i\omega_0} = \frac{r_c s(r_c - i\omega_0)}{r_c^2 + \omega_0^2}$$

Le vecteur propre  $v_1$  associé a la valeur propre  $\lambda_1 = i\omega_0$  est donc,

$$v_1 = \left( 1, \frac{m_{21}(1 - i\omega_0)}{1 + \omega_0^2}, \frac{r_c s(r_c - i\omega_0)}{r_c^2 + \omega_0^2} \right)^T$$

Le vecteur propre associé à  $\lambda_3 = -1 + m_{11} - r$  est  $v_3 = (x, y, z)^T$  tel que,

$$\begin{pmatrix} m_{11} + 1 - m_{11} + r_c & 1 & -1 \\ m_{21} & -1 + 1 - m_{11} + r_c & 0 \\ r_c s & 0 & -r_c + 1 - m_{11} + r_c \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$\Leftrightarrow \begin{cases} (1 + r_c)x + y - z = 0 \\ m_{21}x + (r_c - m_{11})y = 0 \\ r_c s x + (1 - m_{11})z = 0 \end{cases}$$

Ainsi, si  $x = 1$ , alors,

$$y = \frac{-m_{21}}{r_c - m_{11}} = \frac{m_{21}}{m_{11} - r_c}$$

et,

$$z = \frac{-r_c s}{1 - m_{11}} = \frac{r_c s}{m_{11} - 1}$$

Le vecteur propre  $v_3$  associé à  $\lambda_3$  est donc,

$$v_3 = \left( 1, \frac{m_{21}}{m_{11} - r_c}, \frac{r_c s}{m_{11} - 1} \right)^T$$

On définit alors la matrice de passage,

$$(4.24) \quad P = (Re(v_1), -Im(v_1), v_3) = (p_{ij})_{1 \leq i, j \leq 3} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ \frac{m_{21}}{1 + \omega_0^2} & \frac{m_{21}\omega_0}{1 + \omega_0^2} & \frac{m_{21}}{m_{11} - r_c} \\ \frac{sr_c^2}{r_c^2 + \omega_0^2} & \frac{r_c s \omega_0}{r_c^2 + \omega_0^2} & \frac{r_c s}{m_{11} - 1} \end{pmatrix}$$

On a alors,

$$\begin{aligned} Det(P) &= 1(p_{22}p_{33} - p_{32}p_{23}) - 0(p_{21}p_{33} + p_{31}p_{23}) + 1(p_{21}p_{32} - p_{31}p_{22}) \\ &= \frac{m_{21}\omega_0 s r_c m}{(1 + \omega_0^2)(r_c^2 + \omega_0^2)(m_{11} - r_c)(m_{11} - 1)}. \end{aligned}$$

avec  $m = (1 - r_c)(m_{11} - r_c)(m_{11} - 1) - (1 + \omega_0^2)(m_{11} - 1) + (r_c^2 + \omega_0^2)(m_{11} - r_c)$ .  
et soit,

$$P^c = \begin{pmatrix} + \begin{vmatrix} p_{22} & p_{23} \\ p_{32} & p_{33} \end{vmatrix} - \begin{vmatrix} p_{21} & p_{23} \\ p_{31} & p_{33} \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} p_{21} & p_{22} \\ p_{31} & p_{32} \end{vmatrix} \\ - \begin{vmatrix} p_{12} & p_{13} \\ p_{32} & p_{33} \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} p_{11} & p_{13} \\ p_{31} & p_{33} \end{vmatrix} - \begin{vmatrix} p_{11} & p_{12} \\ p_{31} & p_{32} \end{vmatrix} \\ + \begin{vmatrix} p_{12} & p_{13} \\ p_{22} & p_{23} \end{vmatrix} - \begin{vmatrix} p_{11} & p_{13} \\ p_{21} & p_{23} \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} p_{11} & p_{12} \\ p_{21} & p_{22} \end{vmatrix} \end{pmatrix}$$

Ainsi,

$$(P^c)^T = \begin{pmatrix} p_{22}p_{33} - p_{32}p_{23} & p_{32} & -p_{22} \\ -p_{21}p_{33} + p_{31}p_{23} & p_{33} - p_{31} & -p_{23} + p_{21} \\ p_{21}p_{32} - p_{31}p_{22} & -p_{32} & p_{22} \end{pmatrix}$$

Ainsi, les coefficients de la matrice inverse de  $p$  sont donnés par  $P^{-1} = (p_{ij}^{-1})_{1 \leq i, j \leq 3}$  avec,

$$\begin{aligned}
 p_{11}^{-1} &= \frac{-(1 + \omega_0^2)(m_{11} - 1) + (m_{11} - r_c)(r_c^2 + \omega_0^2)}{m}, \\
 p_{12}^{-1} &= \frac{(1 + \omega_0^2)(m_{11} - r_c)(m_{11} - 1)}{m_{21}m}, \\
 p_{13}^{-1} &= -\frac{(r_c^2 + \omega_0^2)(m_{11} - r_c)(m_{11} - 1)}{r_c s m}, \\
 p_{21}^{-1} &= \frac{r_c(1 + \omega_0^2)(m_{11} - 1) - (r_c^2 + \omega_0^2)(m_{11} - r_c)}{\omega_0 m}, \\
 p_{22}^{-1} &= \frac{(1 + \omega_0^2)(m_{11} - r_c)((r_c^2 + \omega_0^2) - r_c(m_{11} - 1))}{m_{21}\omega_0 m}, \\
 p_{23}^{-1} &= \frac{(r_c^2 + \omega_0^2)(m_{11} - 1)((m_{11} - r_c) - (1 + \omega_0^2))}{m r s \omega_0}, \\
 p_{31}^{-1} &= \frac{(m_{11} - r_c)(m_{11} - 1)(1 - r_c)}{m}, \\
 p_{32}^{-1} &= -\frac{(1 + \omega_0^2)(m_{11} - r_c)(m_{11} - 1)}{m_{21}m}, \\
 p_{33}^{-1} &= \frac{(r_c^2 + \omega_0^2)(m_{11} - r_c)(m_{11} - 1)}{r_c s m},
 \end{aligned}
 \tag{4.25}$$

où,

$$m = (1 - r_c)(m_{11} - r_c)(m_{11} - 1) - (1 + \omega_0^2)(m_{11} - 1) + (r_c^2 + \omega_0^2)(m_{11} - r_c).$$

Posons,

$$(x_1, y_1, z_1)^T = [P(x_2, y_2, z_2)]^T$$

On a donc,

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \\ z_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ \frac{m_{21}}{1 + \omega_0^2} & \frac{m_{21}\omega_0}{1 + \omega_0^2} & \frac{m_{21}}{m_{11} - r_c} \\ \frac{s r_c^2}{r_c^2 + \omega_0^2} & \frac{r_c s \omega_0}{r_c^2 + \omega_0^2} & \frac{r_c s}{m_{11} - 1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \\ z_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_2 + z_2 \\ \frac{m_{21}}{1 + \omega_0^2} x_2 + \frac{m_{21}\omega_0}{1 + \omega_0^2} y_2 + \frac{m_{21}}{m_{11} - r_c} z_2 \\ \frac{s r_c^2}{r_c^2 + \omega_0^2} x_2 + \frac{r_c s \omega_0}{r_c^2 + \omega_0^2} y_2 + \frac{r_c s}{m_{11} - 1} z_2 \end{pmatrix}$$

On rappelle que les termes non-linéaires de HR sont donnés par,

$$\hat{F}_1(x_1, y_1, z_1) = -x_1^3 + (a - 3x_e)x_1^2, \quad \hat{F}_2(x_1, y_1, z_1) = -d x_1^2, \quad \hat{F}_3(x_1, y_1, z_1) = 0.$$

Ainsi,

$$\hat{F}(x_1, y_1, z_1) = \begin{pmatrix} -x_1^3 + (a - 3x_e)x_1^2 \\ -dx_1^2 \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$\hat{F}(P(x_2, y_2, z_2)^T) = \begin{pmatrix} -(x_2 + z_2)^3 + (a - 3x_e)(x_2 + z_2)^2 \\ -d(x_2 + z_2)^2 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Soit maintenant  $F(x_2, y_2, z_2) = P^{-1}(\hat{F}(x_1, y_1, z_1))$  avec,

$$P^{-1} = (p_{ij}^{-1})_{1 \leq i, j \leq 3} = \frac{1}{\det P} (P^c)^T$$

On a alors,

$$F(x_2, y_2, z_2) = \begin{pmatrix} p_{11}^{-1}(-x_1^3 + (a - 3x_e)x_1^2) + p_{12}^{-1}(-dx_1^2) \\ p_{21}^{-1}(-x_1^3 + (a - 3x_e)x_1^2) + p_{22}^{-1}(-dx_1^2) \\ p_{31}^{-1}(-x_1^3 + (a - 3x_e)x_1^2) + p_{32}^{-1}(-dx_1^2) \end{pmatrix}$$

Or,

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \\ z_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_2 + z_2 \\ \frac{m_{21}}{1 + \omega_0^2}x_2 + \frac{m_{21}\omega_0}{1 + \omega_0^2}y_2 + \frac{m_{21}}{m_{11} - r_c}z_2 \\ \frac{sr_c^2}{r_c^2 + \omega_0^2}x_2 + \frac{r_c s \omega_0}{r_c^2 + \omega_0^2}y_2 + \frac{r_c s}{m_{11} - 1}z_2 \end{pmatrix}$$

Donc

$$F(x_2, y_2, z_2) = \begin{pmatrix} p_{11}^{-1}(-(x_2 + z_2)^3 + (a - 3x_e)(x_2 + z_2)^2) + p_{12}^{-1}(-d(x_2 + z_2)^2) \\ p_{21}^{-1}(-(x_2 + z_2)^3 + (a - 3x_e)(x_2 + z_2)^2) + p_{22}^{-1}(-d(x_2 + z_2)^2) \\ p_{31}^{-1}(-(x_2 + z_2)^3 + (a - 3x_e)(x_2 + z_2)^2) + p_{32}^{-1}(-d(x_2 + z_2)^2) \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} (p_{11}^{-1}(a - 3x_e) - dp_{12}^{-1})(x_2 + z_2)^2 - p_{11}^{-1}(x_2 + z_2)^3 \\ (p_{21}^{-1}(a - 3x_e) - dp_{22}^{-1})(x_2 + z_2)^2 - p_{21}^{-1}(x_2 + z_2)^3 \\ (p_{31}^{-1}(a - 3x_e) - dp_{32}^{-1})(x_2 + z_2)^2 - p_{31}^{-1}(x_2 + z_2)^3 \end{pmatrix}$$

Ainsi,

$$\begin{cases} \dot{x}_2 &= \omega_0 y_2 + F_1(x_2, y_2, z_2), \\ \dot{y}_2 &= -\omega_0 x_2 + F_2(x_2, y_2, z_2), \\ \dot{z}_2 &= \lambda_3 z_2 + F_3(x_2, y_2, z_2), \end{cases}$$

avec,

$$F_1(x_2, y_2, z_2) = [p_{11}^{-1}(a - 3x_e) - p_{12}^{-1}d](x_2 + z_2)^2 - p_{11}^{-1}(x_2 + z_2)^3,$$

$$F_2(x_2, y_2, z_2) = [p_{21}^{-1}(a - 3x_e) - p_{22}^{-1}d](x_2 + z_2)^2 - p_{21}^{-1}(x_2 + z_2)^3,$$

$$F_3(x_2, y_2, z_2) = [p_{31}^{-1}(a - 3x_e) - p_{32}^{-1}d](x_2 + z_2)^2 - p_{31}^{-1}(x_2 + z_2)^3.$$

$$\begin{aligned} F_1(x_2, y_2, z_2) &= (p_{11}^{-1}(a - 3x_e) - dp_{12}^{-1})(x_2 + z_2)^2 - p_{11}^{-1}(x_2 + z_2)^3 \\ &= (p_{11}^{-1}(a - 3x_e) - dp_{12}^{-1})(x_2^2 + 2x_2z_2 + z_2^2) - p_{11}^{-1}(x_2^3 + z_2^3 + 3x_2^2z_2 + 3x_2z_2^2) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial F_1}{\partial x_2}(x_2, y_2, z_2) &= 2x_2(p_{11}^{-1}(a - 3x_e) - dp_{12}^{-1}) + 2z_2(p_{11}^{-1}(a - 3x_e) - dp_{12}^{-1}) - 3x_2^2p_{11}^{-1} \\ &\quad - 6x_2z_2p_{11}^{-1} - 3z_2^2p_{11}^{-1} \end{aligned}$$

$$\frac{\partial^2 F_1}{\partial x_2^2}(x_2, y_2, z_2) = 2(p_{11}^{-1}(a - 3x_e) - dp_{12}^{-1}) - 6x_2p_{11}^{-1} - 6z_2p_{11}^{-1}$$

$$\frac{\partial^2 F_1}{\partial x_2^2}(0, 0, 0) = 2(p_{11}^{-1}(a - 3x_e) - dp_{12}^{-1})$$

La méthode proposée par Hassard *et al.* [34, 35] est utilisée pour calculer les quantités suivantes en  $r = r_c$ .

$$g_{11} = \frac{1}{4} \left( \frac{\partial^2 F_1}{\partial x_2^2} + \frac{\partial^2 F_1}{\partial y_2^2} + i \left( \frac{\partial^2 F_2}{\partial x_2^2} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial y_2^2} \right) \right)$$

$$= \frac{1}{2} [p_{11}^{-1}(a - 3x_e) - p_{12}^{-1}d] + \frac{i}{2} [p_{21}^{-1}(a - 3x_e) - p_{22}^{-1}d]$$

$$g_{02} = \frac{1}{4} \left( \frac{\partial^2 F_1}{\partial x_2^2} - \frac{\partial^2 F_1}{\partial y_2^2} - 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial x_2 \partial y_2} + i \left( \frac{\partial^2 F_2}{\partial x_2^2} - \frac{\partial^2 F_2}{\partial y_2^2} + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial x_2 \partial y_2} \right) \right) = g_{11}$$

$$g_{20} = \frac{1}{4} \left( \frac{\partial^2 F_1}{\partial x_2^2} - \frac{\partial^2 F_1}{\partial y_2^2} + 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial x_2 \partial y_2} + i \left( \frac{\partial^2 F_2}{\partial x_2^2} - \frac{\partial^2 F_2}{\partial y_2^2} - 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial x_2 \partial y_2} \right) \right) = g_{11}$$

$$\begin{aligned} G_{21} &= \frac{1}{8} \left( \frac{\partial^3 F_1}{\partial x_2^3} + \frac{\partial^3 F_1}{\partial x_2 \partial y_2^2} + \frac{\partial^3 F_2}{\partial x_2^2 \partial y_2} + \frac{\partial^3 F_2}{\partial y_2^3} + i \left( \frac{\partial^3 F_2}{\partial x_2^3} + \frac{\partial^3 F_2}{\partial x_2 \partial y_2^2} - \frac{\partial^3 F_1}{\partial x_2^2 \partial y_2} - \frac{\partial^3 F_1}{\partial y_2^3} \right) \right) \\ &= -\frac{3}{4} (p_{11}^{-1} + ip_{21}^{-1}). \end{aligned}$$

De plus, nous pouvons calculer les coefficients,

$$h_{11} = \frac{1}{4} \left( \frac{\partial^2 F_3}{\partial x_2^2} + \frac{\partial^2 F_3}{\partial y_2^2} \right) = \frac{1}{2} [p_{31}^{-1}(a-3x_e) - p_{32}^{-1}d]$$

$$h_{20} = \frac{1}{4} \left( \frac{\partial^2 F_3}{\partial x_2^2} - \frac{\partial^2 F_3}{\partial y_2^2} - 2i \frac{\partial^2 F_3}{\partial x_2 \partial y_2} \right) = h_{11}.$$

La résolution des deux équations,

$$\lambda_3 w_1 = -h_{11}$$

$$(\lambda_3 - 2i\omega_0) w_{20} = -h_{20}$$

donne,

$$w_{11} = \frac{[p_{31}^{-1}(a-3x_e) - p_{32}^{-1}d]}{2(1-m_{11}+r_c)},$$

$$w_{20} = \frac{1}{2} \frac{[p_{31}^{-1}(a-3x_e) - p_{32}^{-1}d]}{(1-m_{11}+r) - 2i\omega_0} = \frac{1}{2} \frac{[p_{31}^{-1}(a-3x_e) - p_{32}^{-1}d] (1-m_{11}+r_c+2i\omega_0)}{(1-m_{11}+r)^2 + 4\omega_0^2}.$$

Par ailleurs, nous avons les quantités suivantes,

$$G_{110} = \frac{1}{2} \left( \frac{\partial^2 F_1}{\partial x_2 \partial z_2} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial y_2 \partial z_2} + i \left( \frac{\partial^2 F_2}{\partial x_2 \partial z_2} - \frac{\partial^2 F_1}{\partial y_2 \partial z_2} \right) \right) = \frac{g_{11}}{2}$$

$$= \frac{1}{4} [p_{11}^{-1}(a-3x_e) - p_{12}^{-1}d] + \frac{i}{4} [p_{21}^{-1}(a-3x_e) - p_{22}^{-1}d]$$

$$G_{101} = \frac{1}{2} \left( \frac{\partial^2 F_1}{\partial x_2 \partial z_2} - \frac{\partial^2 F_2}{\partial y_2 \partial z_2} + i \left( \frac{\partial^2 F_2}{\partial x_2 \partial z_2} + \frac{\partial^2 F_1}{\partial y_2 \partial z_2} \right) \right) = G_{110}$$

$$g_{21} = G_{21} + (2G_{110}w_{11} + G_{101}w_{20})$$

$$= -\frac{1}{4} \left( 3p_{11}^{-1} + (p_{31}^{-1}(a-3x_e) - p_{32}^{-1}d) \left( \frac{p_{11}^{-1}(a-3x_e) - p_{21}^{-1}d}{m_{11}-1-r_c} \right. \right.$$

$$\left. \left. + \frac{(p_{11}^{-1}(a-3x_e) - p_{21}^{-1}d)(m_{11}-1-r_c) + 2\omega_0(p_{21}^{-1}(a-3x_e) - p_{22}^{-1}d)}{2((m_{11}-1-r)^2 + 4\omega_0^2)} \right) \right)$$

$$- \frac{i}{4} \left( 3p_{21}^{-1} + (p_{31}^{-1}(a-3x_e) - p_{32}^{-1}d) \left( \frac{p_{21}^{-1}(a-3x_e) - p_{22}^{-1}d}{m_{11}-1-r_c} \right. \right.$$

$$\left. \left. + \frac{(p_{21}^{-1}(a-3x_e) - p_{22}^{-1}d)(m_{11}-1-r_c) + 2\omega_0(p_{11}^{-1}(a-3x_e) - p_{21}^{-1}d)}{2((m_{11}-1-r)^2 + 4\omega_0^2)} \right) \right).$$

Posons,

$$c_1 = \frac{i}{2\omega_0} \left[ g_{20}g_{11} - 2|g_{11}|^2 - \frac{1}{3}|g_{02}|^2 \right] + \frac{1}{2}g_{21}$$

Alors nous avons le principal résultat suivant, dans lequel,

$$\begin{aligned} \mu_2 &= -\frac{Re(c_1)}{\frac{\partial \alpha}{\partial r}(r_c)}, \\ \tau_2 &= -\frac{Im(c_1) + \mu_2 \frac{\partial \omega}{\partial r}(r_c)}{\omega_0}, \\ \beta_2 &= 2Re(c_1). \end{aligned}$$

**Théorème 4** *Sous les hypothèses de la proposition 2, le système (4.10) subit une bifurcation de Hopf au point d'équilibre  $(x_e, y_e, z_e)$  lorsque  $r$  passe la valeur  $r_c$  avec les propriétés suivantes,*

1. *Si  $\mu_2 < 0$  (resp.  $\mu_2 > 0$ ), alors la direction de bifurcation est  $r < r_c$  (resp.  $r > r_c$ ) et la bifurcation est supercritique (resp. souscritique),*
2. *Si  $\beta_2 < 0$  (resp.  $\beta_2 > 0$ ), les solutions périodiques de bifurcation sont orbitalement stables (resp. instables),*
3. *Si  $\tau_2 > 0$  (resp.  $\tau_2 < 0$ ), la période des solutions périodiques de bifurcation augmente (resp. décroît).*

La période et les exposants caractéristiques sont donnés par,

$$\begin{aligned} T &= \frac{2\pi}{\omega_0} (1 + \tau_2 E^2 + O(E^4)) \\ \beta &= \beta_2 E^2 + O(E^4) \end{aligned}$$

où  $E^2 = \frac{r - r_c}{\mu_2} + O(r - r_c)^2$  (avec  $\mu_2 \neq 0$ ).

Les solutions périodiques elles-mêmes sont,

$$(4.27) \quad \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_e \\ y_e \\ z_e \end{pmatrix} + P \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \end{pmatrix}$$

où,

$$u_1 = Re(\zeta), \quad u_2 = Im(\zeta), \quad u_3 = w_{11}|\zeta|^2 + Re(w_{20}\zeta^2) + O(|\zeta|^3)$$

et,

$$\zeta = Ee^{2i\pi t/T} + \frac{iE^2}{6\omega_0} \left( g_{02}e^{-4i\pi t/T} - 3g_{20}e^{4i\pi t/T} + 6g_{11} \right) + O(E^3)$$

Dans la partie suivante, des applications numériques sont réalisées afin d'illustrer ces résultats théoriques.

### Application numérique

Dans cette partie, nous considérons le système (4.10), avec les paramètres  $a, s, x_1, d$  et  $T$  fixés comme donné dans (4.9), c'est à dire,

$$a = 3, \quad d = 5, \quad s = 4, \quad x_1 = -0.5(1 + \sqrt{5})$$

Les équilibres de ce système sont étudiés comme présenté précédemment et en utilisant les notations de (4.2), nous obtenons,

$$4p^3 + 27q^2 \approx 76.443755 > 0$$

Alors, la proposition 1 implique l'existence et l'unicité d'un point d'équilibre du système (4.10),  $(x_e, y_e, z_e)$ , donné par (4.5),

$$x_e \approx -0.722126, \quad y_e \approx -1.607329, \quad z_e \approx 3.583632$$

Vérifions donc si la proposition 2 peut être appliquée au système (4.10) avec les paramètres fixés dans (4.9).

La valeur de bifurcation du paramètre  $r$ , donnée par l'équation (4.16) de la proposition 2, est,

$$r_c \approx 0.125912.$$

Cette valeur de  $r_c$  coïncide bien avec celle obtenue par les tests numériques comme le diagramme de bifurcation 4.14 ou les portraits de phase et séries temporelles de la figure 4.15.

Pour cette valeur de  $r_c$ , nous avons  $4r^3(r_c) + 27s^2(r_c) \approx 443.299666 > 0$  et la condition (4.14) est vérifiée. Ainsi, la matrice jacobienne  $M(r_c)$  a une valeur propre réelle  $\lambda_3(r_c)$  et deux valeurs propres complexes conjuguées  $\lambda_{1,2} = \alpha(r_c) \pm i\omega(r_c)$ .

Comme  $2(a-d)/3 = -4/3$ , la condition  $2(a-d)/3 < x_e < 0$  est vérifiée.

De plus,

$$\frac{\partial \alpha}{\partial r}(r_c) \approx -0.748444 \neq 0 \quad \text{et} \quad \lambda_3(r_c) \approx -7.025406 < 0.$$

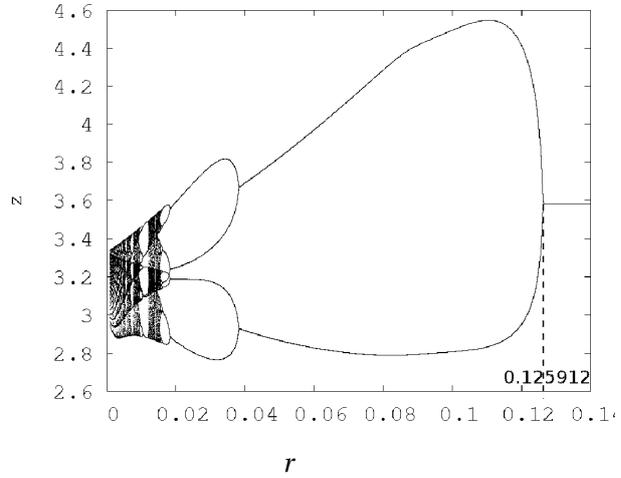


FIG. 4.14: Diagramme de bifurcation du système (4.10) avec les paramètres (4.9) en fonction du paramètre  $r$ .

Ainsi, grâce à la proposition 2,  $r_c \approx 0.125912$  est une valeur de bifurcation de Hopf du paramètre  $r$  pour le système (4.10) en  $(x_e, y_e, z_e) = (-0.722126, -1.607329, 3.583632)$ .

La matrice de passage  $P$  et la matrice inverse  $P^{-1}$  en utilisant (4.24) et (4.25) sont,

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 6.890683 & 1.509269 & -1.198934 \\ 0.993530 & 1.728299 & -0.073022 \end{pmatrix}$$

et

$$P^{-1} = \begin{pmatrix} 0.158582 & 0.139699 & -0.121995 \\ -0.055612 & -0.086210 & 0.653888 \\ 0.841418 & -0.139699 & 0.121995 \end{pmatrix}$$

Les différents coefficients présentés dans la partie précédente sont alors,

$$\begin{aligned} g_{11} &= 0.060399 + 0.071870i \\ G_{21} &= -0.118936 + 0.041709i \\ h_{11} &= 2.522790 \\ w_{11} &= 0.359215 \\ w_{20} &= 0.357823 + 0.022319i \\ G_{110} &= 0.030199 + 0.035935i \\ g_{21} &= -0.087236 + 0.081058i \\ c_1 &= -0.063437 - 0.009879i \end{aligned}$$

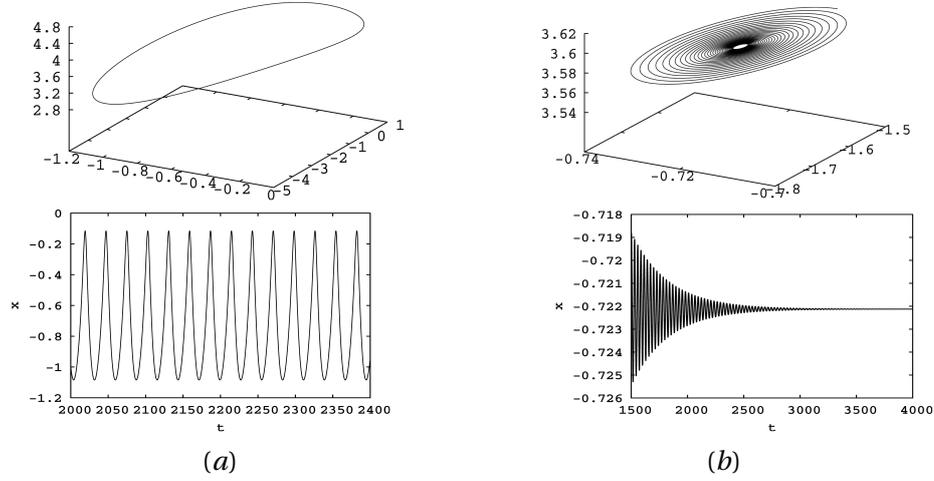


FIG. 4.15: Projection sur  $(x, y, z)$  du portrait de phase et séries temporelles du système (4.10) avec les paramètres (4.9) et (a)  $r = 0.12 < r_c$ , la solution asymptotique est un cycle limite stable. (b)  $r = 0.13 > r_c$ , la solution asymptotique est un foyer stable.

Enfin, nous obtenons,

$$\mu_2 = -0.084758 < 0, \quad \beta_2 = -0.126873 < 0, \quad \tau_2 = 0.384677 > 0.$$

D'après le théorème 4, la bifurcation de Hopf arrive en  $r_c$  est supercritique et la direction de bifurcation est  $r < r_c$ . C'est que l'on peut d'ailleurs constater sur la figure 4.15. De plus, les solutions périodiques de bifurcation sont asymptotiquement orbitalement stables et leur période augmente.

La période de la solution est ainsi donnée par,

$$T = 28.686363 - 130.193932(r - 0.125912) + 0((r - 0.125912)^2)$$

et la période augmente avec  $r$ . L'exposant caractéristique est,

$$\beta = 1.496888(r - 0.125912) + 0((r - 0.125912)^2)$$

Les solutions périodiques sont,

$$\begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -0.722126 \\ -1.607329 \\ 3.583632 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 6.890683 & 1.509269 & -1.198934 \\ 0.993530 & 1.728299 & -0.073022 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \end{pmatrix}$$

où,

$$u_1 = \operatorname{Re}(\zeta), \quad u_2 = \operatorname{Im}(\zeta), \quad u_3 = 0.359215|\zeta|^2 + \operatorname{Re}((0.357823 + 0.022319i)\zeta^2) + O(|z\eta|^3)$$

et,

$$\zeta = Ee^{2i\pi t/T} + \frac{iE^2}{6\omega_0} \left( (0.060399 + 0.071870i)e^{-4i\pi t/T} - 3(0.060399 + 0.071870i)e^{4i\pi t/T} + 6(0.060399 + 0.071870i) \right) + O(E^3)$$

## 4.5 Existence d'une orbite homocline

Dans cette partie, nous étudions l'existence d'une bifurcation homocline dans le système de Hindmarsh-Rose à trois équations. Rappelons donc tout d'abord la définition d'une orbite homocline.

Une *orbite homocline* est une solution  $\gamma$  bornée d'un système qui tend vers un point d'équilibre du système lorsque  $t \rightarrow \pm\infty$ . Ainsi, si  $E_1$  est un point d'équilibre, alors  $\gamma$  est une orbite homocline au point  $E_1$  si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \gamma = \lim_{t \rightarrow -\infty} \gamma = E_1$$

Afin de montrer l'existence d'une orbite homocline dans le système de Hindmarsh-Rose, nous utilisons la méthode des coefficients indéterminés, comme utilisée dans [48] ou [84]. Rappelons que le système de Hindmarsh-Rose à trois équations s'écrit,

$$(4.28) \quad \begin{cases} \dot{x} &= y + ax^2 - x^3 - z + I \\ \dot{y} &= 1 - dx^2 - y \\ \dot{z} &= r(s(x - c_x) - z) \end{cases}$$

### Temps positifs

Pour  $t > 0$ , supposons que les solutions peuvent s'écrire sous la forme,

$$(4.29) \quad \begin{cases} x(t) = a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{k\alpha t} \\ y(t) = b_0 + \sum_{k=1}^{\infty} b_k e^{k\alpha t} \\ z(t) = c_0 + \sum_{k=1}^{\infty} c_k e^{k\alpha t} \end{cases}$$

où  $a_k, b_k$  et  $c_k, (k \geq 1)$  sont les coefficients indéterminés.

On peut alors substituer l'expression de  $x$ ,  $y$  et  $z$  de (4.29) dans (4.28) et, on obtient le système suivant,

$$\begin{cases} \dot{x} = (b_0 + \sum_{k=1}^{\infty} b_k e^{kat}) + a(a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat})^2 \\ \quad - (a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat})^3 - (c_0 + \sum_{k=1}^{\infty} c_k e^{kat}) + I \\ \dot{y} = 1 - d(a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat})^2 - (b_0 + \sum_{k=1}^{\infty} b_k e^{kat}) \\ \dot{z} = r(s(a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat}) - c_x) - (c_0 + \sum_{k=1}^{\infty} c_k e^{kat}) \end{cases}$$

Parallèlement, on dérive (4.29) et on obtient,

$$\begin{cases} \dot{x} = \sum_{k=1}^{\infty} \alpha k a_k e^{kat} \\ \dot{y} = \sum_{k=1}^{\infty} \alpha k b_k e^{kat} \\ \dot{z} = \sum_{k=1}^{\infty} \alpha k c_k e^{kat} \end{cases}$$

Lorsque l'on identifie les membres de droite des deux systèmes précédents, on obtient,

$$\begin{cases} \sum_{k=1}^{\infty} \alpha k a_k e^{kat} = b_0 + a a_0^2 - a_0^3 - c_0 + I + \sum_{k=1}^{\infty} b_k e^{kat} + 2a a_0 \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat} - \sum_{k=1}^{\infty} c_k e^{kat} \\ \quad - 3a_0^2 \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat} + a \left( \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat} \right)^2 - 3a_0 \left( \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat} \right)^2 - \left( \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat} \right)^3 \\ \sum_{k=1}^{\infty} \alpha k b_k e^{kat} = 1 - d a_0^2 - b_0 - 2d a_0 \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat} - \sum_{k=1}^{\infty} b_k e^{kat} - d \left( \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat} \right)^2 \\ \sum_{k=1}^{\infty} \alpha k c_k e^{kat} = r s a_0 - r s c_x - r c_0 + r s \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{kat} - r \sum_{k=1}^{\infty} c_k e^{kat} \end{cases}$$

Nous pouvons donc identifier les termes de même ordre dans les membres de gauche et de droite et pour les termes constants, nous obtenons,

$$(4.30) \quad \begin{cases} b_0 + a a_0^2 - a_0^3 - c_0 + I = 0 \\ 1 - d a_0^2 - b_0 = 0 \\ r(s(a_0 - c_x) - c_0) = 0 \end{cases}$$

La résolution de (4.30) a déjà été faite lors de l'étude des points d'équilibre et on sait donc que  $a_0$ ,  $b_0$  et  $c_0$  sont les coordonnées d'un point d'équilibre du système (4.28),

$$(4.31) \quad (a_0, b_0, c_0) = (x_E, y_E, z_E)$$

Ainsi, en temps positif, pour que la trajectoire définie par  $(x(t), y(t), z(t))$  dans (4.29) soit homocline au point d'équilibre  $E_1$  il est nécessaire d'avoir,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{k\alpha t} = 0, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \sum_{k=1}^{\infty} b_k e^{k\alpha t} = 0, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \sum_{k=1}^{\infty} c_k e^{k\alpha t} = 0$$

Par ailleurs, l'identification des termes en  $e^{\alpha t}$  nous permet d'obtenir le système,

$$\begin{cases} \alpha a_1 e^{\alpha t} &= b_1 e^{\alpha t} + 2ax_E a_1 e^{\alpha t} - c_1 e^{\alpha t} - 3x_E^2 a_1 e^{\alpha t} \\ \alpha b_1 e^{\alpha t} &= -2dx_E a_1 e^{\alpha t} - b_1 e^{\alpha t} \\ \alpha c_1 e^{\alpha t} &= r s a_1 e^{\alpha t} - r c_1 e^{\alpha t} \end{cases}$$

et on a donc le système suivant, que l'on constate équivalent au système donné par  $(\alpha I - J_{(x_E, y_E, z_E)})(a_1, b_1, c_1)^T = (0, 0, 0)^T$ ,

$$\begin{cases} a_1(\alpha - 2ax_E + 3x_E^2) - b_1 + c_1 &= 0 \\ 2dx_E a_1 + b_1(1 + \alpha) &= 0 \\ -r s a_1 + c_1(\alpha + r) &= 0 \end{cases} \iff (\alpha I - J_{(x_E, y_E, z_E)}) \begin{pmatrix} a_1 \\ b_1 \\ c_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Afin de s'assurer que  $A_1 = (a_1, b_1, c_1) \neq (0, 0, 0)$ , on va procéder par l'absurde et supposer que  $A_1 = (a_1, b_1, c_1) = (0, 0, 0)$ , pour montrer que dans ce cas,  $A_k = (a_k, b_k, c_k) = (0, 0, 0) \quad \forall k > 1$ . L'identification des termes en  $e^{2\alpha t}$  permet d'obtenir les système,

$$\begin{cases} 2\alpha a_2 e^{2\alpha t} &= b_2 e^{2\alpha t} + 2ax_E a_2 e^{2\alpha t} - c_2 e^{2\alpha t} - 3x_E^2 a_2 e^{2\alpha t} + a a_1^2 e^{2\alpha t} - 3x_E a_1^2 e^{2\alpha t} \\ 2\alpha b_2 e^{2\alpha t} &= -2dx_E a_2 e^{2\alpha t} - b_2 e^{2\alpha t} - d a_1^2 e^{2\alpha t} \\ 2\alpha c_2 e^{2\alpha t} &= r s a_2 e^{2\alpha t} - r c_2 e^{2\alpha t} \end{cases}$$

c'est à dire par,

$$(4.32) \quad \begin{cases} a_2(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2) - b_2 + c_2 - a a_1^2 + 3x_E a_1^2 &= 0 \\ 2dx_E a_2 + b_2(2\alpha + 1) + d a_1^2 &= 0 \\ -r s a_2 + c_2(2\alpha + r) &= 0 \end{cases}$$

Ainsi, si  $(a_1, b_1, c_1) = (0, 0, 0)$ , alors le système (4.32) devient,

$$\begin{cases} a_2(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2) - b_2 + c_2 &= 0 \\ 2dx_E a_2 + b_2(2\alpha + 1) &= 0 \\ -r s a_2 + c_2(2\alpha + r) &= 0 \end{cases}$$

L'écriture matricielle est  $MA_2 = \mathbf{0}$  où,

$$M = \begin{pmatrix} 2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2 & -1 & 1 \\ 2dx_E & 2\alpha + 1 & 0 \\ -rs & 0 & 2\alpha + r \end{pmatrix} A_2 = \begin{pmatrix} a_2 \\ b_2 \\ c_2 \end{pmatrix} \text{ et } \mathbf{0} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Si  $\det(M) \neq 0$ , alors  $M$  est inversible et donc  $MA_2 = \mathbf{0}$  si et seulement si  $A_2 = \mathbf{0}$ . Montrons donc que  $\det(M) \neq 0$ .

$$\begin{aligned} \det(M) &= (2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2)(2\alpha + 1)(2\alpha + r) - (-rs)(2\alpha + 1) - (2dx_E)(-1)(2\alpha + r) \\ &= 8\alpha^3 + B\alpha^2 + C\alpha + D \end{aligned}$$

avec

$$\begin{aligned} B &= 4[r + 1 - 2ax_E + 3x_E^2], \\ C &= 2[r - 2ax_E r - 2ax_E + 3x_E^2 r + 3x_E^2 + sr + 2dx_E], \\ D &= r(x_E(-2a + 3x_E + 2d) + s). \end{aligned}$$

Alors,  $\forall \alpha$ ,  $\det(M) = 0$  si et seulement si  $A = B = C = D = 0$ , ce qui est impossible. Ainsi, on en conclut que si  $A_1 = 0$  alors  $A_2 = 0$  et on peut montrer de la même façon que  $A_1 = 0 \Rightarrow A_k = 0 \forall k$ .

Ainsi, nous avons montré que  $(a_1, b_1, c_1)^T \neq (0, 0, 0)^T$ .

### Calcul de $(a_1, b_1, c_1)$

Nous avons vu précédemment que les coefficients  $(a_1, b_1, c_1)$  sont donnés par la résolution du système,

$$(\alpha I - J_{(x_E, y_E, z_E)}) \begin{pmatrix} a_1 \\ b_1 \\ c_1 \end{pmatrix} = \mathbf{0} \Leftrightarrow \begin{cases} a_1(\alpha - 2ax_E + 3x_E^2) - b_1 + c_1 & = 0 \\ 2dx_E a_1 + b_1(1 + \alpha) & = 0 \\ -rs a_1 + c_1(\alpha + r) & = 0 \end{cases}$$

Or, si  $(\alpha I - J_{(x_E, y_E, z_E)})$  était inversible, on aurait  $(a_1, b_1, c_1) = (0, 0, 0)$ . Trouvons donc les conditions pour lesquelles  $\det(\alpha I - J_{(x_E, y_E, z_E)}) = 0$ , de telle sorte que  $(a_1, b_1, c_1) \neq (0, 0, 0)$ .

$$\alpha I - J_{(x_E, y_E, z_E)} = \begin{pmatrix} \alpha - 2ax_E + 3x_E^2 & -1 & 1 \\ 2dx_E & \alpha + 1 & 0 \\ -rs & 0 & \alpha + r \end{pmatrix}$$

Ainsi on a,

$$\begin{aligned} \det(\alpha I - J_{(x_E, y_E, z_E)}) &= (\alpha - 2ax_E + 3x_E^2)(\alpha + 1)(\alpha + r) - (-rb)(\alpha + 1) + (2dx_E)(\alpha + r) \\ &= \alpha^3 + B\alpha^2 + C\alpha + D \end{aligned}$$

avec  $B = x_E(3x_E - 2a) + r + 1$ ,  $C = 3x_E^2(r + 1) + 2x_E(d - ar - a) + r(s + 1)$ ,  $D = r(3x_E^2 + 2x_E(d - a) + s)$ .

Comme nous cherchons une orbite homocline, il faut que,

$$(4.33) \quad \begin{cases} x(t) = x_E + \sum_{k=1}^{\infty} a_k e^{k\alpha t} \xrightarrow{(t \rightarrow +\infty)} x_E \\ y(t) = y_E + \sum_{k=1}^{\infty} b_k e^{k\alpha t} \xrightarrow{(t \rightarrow +\infty)} y_E \\ z(t) = z_E + \sum_{k=1}^{\infty} c_k e^{k\alpha t} \xrightarrow{(t \rightarrow +\infty)} z_E \end{cases}$$

Il est donc nécessaire d'avoir  $\alpha < 0$  pour  $t > 0$ . Trouvons donc les conditions sous lesquelles un  $\alpha < 0$  vérifiant  $\alpha^3 + B\alpha^2 + C\alpha + D = 0$  existe. Afin d'utiliser les formules de Cardan, on applique le changement de variable suivant,

$$(4.34) \quad \alpha = \xi + h, \quad P = -\frac{B^2}{3} + C, \quad Q = \frac{2B^3}{27} - \frac{BC}{3} + D$$

Ainsi, on doit résoudre,

$$(4.35) \quad \xi^3 + P\xi + Q = 0$$

Si  $4P^3 + 27Q^2 > 0$ , (4.35) n'a qu'une racine réelle et la condition est vérifiée si cette racine réelle est négative. Si  $4P^3 + 27Q^2 = 0$ , (4.35) a deux racines réelles et la condition est vérifiée si au moins l'une des racines est négative. Si  $4P^3 + 27Q^2 < 0$ , (4.35) a trois racines réelles et la condition est vérifiée si l'une de ces trois racines est négative.

Afin de déterminer l'expression analytique de  $(a_1, b_1, c_1)$ , revenons au système,

$$\begin{cases} a_1(\alpha - 2ax_E + 3x_E^2) - b_1 + c_1 &= 0 \\ 2dx_E a_1 + b_1(1 + \alpha) &= 0 \\ -rsa_1 + c_1(\alpha + r) &= 0 \end{cases}$$

On a donc,

$$(4.36) \quad \begin{cases} 0 &= \alpha - 2ax_E + 3x_E^2 + \frac{2dx_E}{(1 + \alpha)} + \frac{rba}{(\alpha + r)} \\ b_1 &= -\frac{2dx_E a_1}{(1 + \alpha)} \\ c_1 &= \frac{rsa_1}{(\alpha + r)} \end{cases}$$

Le système (4.36) donne les coefficients  $b_1$  et  $c_1$  en fonction de  $a_1$  et on a,

$$(4.37) \quad \begin{pmatrix} a_1 \\ b_1 \\ c_1 \end{pmatrix} = a_1 \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{2dx_E}{(1+\alpha)} \\ \frac{rs}{(\alpha+r)} \end{pmatrix}$$

Ainsi,

$$(4.38) \quad \begin{pmatrix} a_1 \\ b_1 \\ c_1 \end{pmatrix} = \mu \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{2dx_E}{(1+\alpha)} \\ \frac{rs}{(\alpha+r)} \end{pmatrix}$$

**Calcul de  $(a_2, b_2, c_2)$**

Rappelons que les termes en  $e^{2\alpha t}$  sont donnés par le système (4.32),

$$\begin{cases} 0 = a_2(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2) - b_2 + c_2 - aa_1^2 + 3x_E a_1^2 \\ 0 = 2dx_E a_2 + b_2(2\alpha + 1) + da_1^2 \\ 0 = -rsa_2 + c_2(2\alpha + r) \end{cases}$$

On a donc,

$$\begin{cases} 0 = a_2(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2) - b_2 + c_2 - aa_1^2 + 3x_E a_1^2 \\ b_2 = \frac{-2dx_E a_2}{(2\alpha + 1)} - \frac{da_1^2}{(2\alpha + 1)} \\ c_2 = \frac{rsa_2}{(2\alpha + r)} \end{cases}$$

D'où,

$$\begin{cases} a_2 = \frac{a_1^2 \left( \frac{d}{(2\alpha + 1)} - a + 3x_E \right)}{\left( 2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2 + \frac{2dx_E}{(2\alpha + 1)} + \frac{rs}{(2\alpha + r)} \right)} \\ b_2 = \frac{-2dx_E a_2 - da_1^2}{(2\alpha + 1)} \\ c_2 = \frac{rsa_2}{(2\alpha + r)} \end{cases}$$

Ainsi, on a,

$$\begin{cases} a_2 = a_1^2 \frac{\left(\frac{d}{(2\alpha+1)} - a + 3x_E\right)}{\left(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2 + \frac{2dx_E}{(2\alpha+1)} + \frac{rs}{(2\alpha+r)}\right)} \\ b_2 = \frac{-2dx_E a_2 - da_1^2}{(2\alpha+1)} \\ c_2 = \frac{rsa_2}{(2\alpha+r)} \end{cases}$$

Les coefficients  $a_2, b_2, c_2$  sont donc donnés par,

$$\begin{pmatrix} a_2 \\ b_2 \\ c_2 \end{pmatrix} = \mu^2 \begin{pmatrix} \frac{\left(\frac{d}{(2\alpha+1)} - a + 3x_E\right)}{\left(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2 + \frac{2dx_E}{(2\alpha+1)} + \frac{rs}{(2\alpha+r)}\right)} \\ - \left( 2dx_E \frac{\left(\frac{d}{(2\alpha+1)} - a + 3x_E\right)}{\left(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2 + \frac{2dx_E}{(2\alpha+1)} + \frac{rs}{(2\alpha+r)}\right)(2\alpha+1)} + \frac{d}{(2\alpha+1)} \right) \\ \frac{rs \left(\frac{d}{(2\alpha+1)} - a + 3x_E\right)}{\left(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2 + \frac{2dx_E}{(2\alpha+1)} + \frac{rs}{(2\alpha+r)}\right)(2\alpha+r)} \end{pmatrix}$$

On peut utiliser l'identification pour tous les coefficients  $a_k, b_k$  et  $c_k$  pour tout  $k > 1$  et on a,

$$(k\alpha I - J_{(x_E, y_E, z_E)}) \begin{pmatrix} a_k \\ b_k \\ c_k \end{pmatrix} = 0 \Leftrightarrow \begin{cases} \phi_k^{(1)}(a, s, d, r, I, c_x, \alpha, \mu) \\ \phi_k^{(2)}(a, s, d, r, I, c_x, \alpha, \mu) \\ \phi_k^{(3)}(a, s, d, r, I, c_x, \alpha, \mu) \end{cases}$$

Le début du développement de la solution donnée dans (4.29) est donc,

$$\left\{ \begin{array}{l} x(t) = x_E + \mu e^{\alpha t} + \mu^2 \frac{\left(\frac{d}{(2\alpha+1)} - a + 3x_E\right)}{\left(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2 + \frac{2dx_E}{(2\alpha+1)} + \frac{rs}{(2\alpha+r)}\right)} e^{2\alpha t} + \dots \\ y(t) = y_E - \mu \frac{2dx_E}{(1+\alpha)} e^{\alpha t} - \\ \mu^2 \left( \frac{2dx_E \left(\frac{d}{(2\alpha+1)} - a + 3x_E\right)}{\left(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2 + \frac{2dx_E}{(2\alpha+1)} + \frac{rs}{(2\alpha+r)}\right)(2\alpha+1)} + \frac{d}{(2\alpha+1)} \right) e^{2\alpha t} + \dots \\ z(t) = z_E + \mu \frac{rs}{(\alpha+r)} e^{\alpha t} + \mu^2 \frac{rs \left(\frac{d}{(2\alpha+1)} - a + 3x_E\right)}{\left(2\alpha - 2ax_E + 3x_E^2 + \frac{2dx_E}{(2\alpha+1)} + \frac{rs}{(2\alpha+r)}\right)(2\alpha+r)} e^{2\alpha t} \end{array} \right.$$

### Temps négatifs

Pour l'étude de la limite en temps négatif, on fait le changement de variable  $\tau = -t$  avec  $t > 0$ . Le système (4.28) devient,

$$(4.39) \quad \left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = -y - ax^2 + x^3 + z - I \\ \dot{y} = -1 + dx^2 + y \\ \dot{z} = -r(s(x - c_x) - z) \end{array} \right.$$

De même que dans le cas  $t > 0$ , on suppose que les solutions du système (4.39) peuvent s'écrire sous la forme suivante,

$$(4.40) \quad \left\{ \begin{array}{l} x(\tau) = a'_0 + \sum_{k=1}^{\infty} a'_k e^{-k\beta\tau} \\ y(\tau) = b'_0 + \sum_{k=1}^{\infty} b'_k e^{-k\beta\tau} \\ z(\tau) = c'_0 + \sum_{k=1}^{\infty} c'_k e^{-k\beta\tau} \end{array} \right.$$

En comparant les coefficients constants, on obtient,

$$(a'_0, b'_0, c'_0) = (a_0, b_0, c_0)$$

En comparant les termes en  $e^{-\beta t}$  on obtient,

$$\begin{cases} -\beta a'_1 = -b'_1 - 2aa_0a'_1 + c'_1 + 3a_0^2a'_1 \\ -\beta b'_1 = 2da_0a'_1 + b'_1 \\ -\beta c'_1 = -rsa'_1 + rc'_1 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} a'_1(\beta - 2aa_0 + 3a_0^2) - b'_1 + c'_1 = 0 \\ 2da_0a'_1 + b'_1(1 + \beta) = 0 \\ -rsa'_1 + c'_1(r + \beta) = 0 \end{cases}$$

Or, on peut remarquer que ce système est équivalent à,

$$(\beta I - J_{(a_0, b_0, c_0)}) \begin{pmatrix} a'_1 \\ b'_1 \\ c'_1 \end{pmatrix} = 0$$

Ainsi, on se retrouve dans le même cas que lors de l'étude en temps positif et on a donc,

$$\alpha = \beta$$

Les autres paramètres peuvent donc de même être déterminés de façon unique, tout comme dans le cas de temps positifs.

Finalement, l'orbite homocline est donnée par,

$$x(t) = \begin{cases} x_E + \sum_{k=1}^{\infty} a_k(a, s, d, c_x, I, \alpha) e^{kat} & \text{si } t > 0 \\ x_E + \sum_{k=1}^{\infty} a_k(a, s, d, c_x, I, -\alpha) e^{-kat} & \text{si } t < 0 \end{cases}$$

$$y(t) = \begin{cases} y_E + \sum_{k=1}^{\infty} b_k(a, s, d, c_x, I, \alpha) e^{kat} & \text{si } t > 0 \\ y_E + \sum_{k=1}^{\infty} b_k(a, s, d, c_x, I, -\alpha) e^{-kat} & \text{si } t < 0 \end{cases}$$

$$z(t) = \begin{cases} z_E + \sum_{k=1}^{\infty} c_k(a, s, d, c_x, I, \alpha) e^{kat} & \text{si } t > 0 \\ z_E + \sum_{k=1}^{\infty} c_k(a, s, d, c_x, I, -\alpha) e^{-kat} & \text{si } t < 0 \end{cases}$$

**Troisième partie**

**Réseaux et Synchronisation**



## INTRODUCTION ET GÉNÉRALITÉS

---

5.1	Neurones + Interactions = Réseaux . . . . .	91
5.2	Un axe d'étude : la synchronisation . . . . .	93
5.3	Généralités sur la synchronisation de systèmes chaotiques . . . . .	95
5.3.1	Synchronisation identique . . . . .	97
5.3.2	Synchronisation généralisée . . . . .	107
5.4	Stabilité de la variété de synchronisation . . . . .	108
5.4.1	Critère de synchronisation basé sur les valeurs propres . . . . .	108
5.4.2	Méthode dite <i>Master-stability-function</i> . . . . .	109
5.4.3	Méthode dite <i>Connection-graph-stability</i> . . . . .	110

---

### 5.1 Neurones + Interactions = Réseaux

En neurosciences, un réseau de neurones décrit une population de neurones physiquement interconnectés. La communication entre les neurones est principalement due à des processus électrochimiques. L'interface par laquelle les neurones interagissent avec leurs voisins est en général constituée de dendrites (post-synaptiques), connectées par des *synapses* à d'autres neurones et d'un axone (pré-synaptiques), comme présenté sur la figure 5.1. Le mot *synapse* vient du grec *syn* (ensemble) et *haptein* (toucher, saisir) et désigne une zone de contact fonctionnelle qui s'établit entre deux neurones, ou entre un neurone et une autre cellule (cellules musculaires, récepteurs sensoriels...). Ce qui arrive au niveau d'une synapse est dit *pré-synaptique*, tandis que tout ce qui en sort est dit *post-synaptique*. Si la somme des potentiels des signaux entrant au niveau des dendrites

d'un neurone dépasse un certain seuil, appelé *seuil synaptique*, le neurone produit un potentiel d'action et le signal électrique est transmis le long de l'axone pour atteindre le neurone suivant.

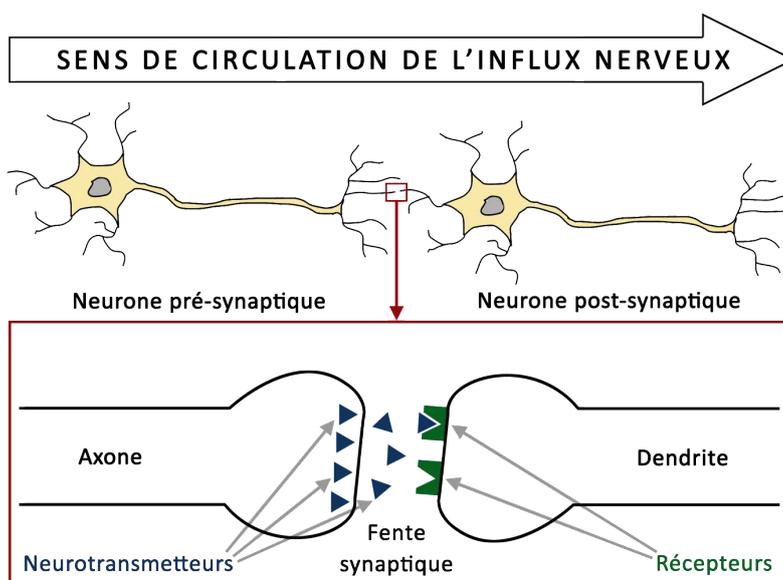


FIG. 5.1: Schéma d'une synapse.

Rappelons que le fonctionnement d'un neurone est modélisé par un système d'équations différentielles. Dans le cas qui nous intéresse, un réseau est un graphe composé de noeuds représentés par des systèmes dynamiques et d'arêtes représentées par des fonctions de couplage. Ce couplage peut être unidirectionnel - c'est à dire que la dynamique de l'un des systèmes dépend de celle de l'autre - ou bidirectionnel (mutuel) - c'est à dire que la dynamique de chaque système dépend de celle de l'autre.

Il existe deux principaux types de connections ou *synapses* entre des neurones. Les *synapses chimiques*, très majoritaires, qui utilisent des neurotransmetteurs pour la circulation de l'information et les *synapses électriques* à travers lesquelles le signal est transmis électriquement par l'intermédiaire d'une jonction communicante (*gap junction*). Dans le cas des synapses chimiques, la fente synaptique est de 10 à 20 nanomètres, tandis qu'elle est de l'ordre de 2 nanomètres dans le cas des synapses électriques. Ces interactions peuvent être excitatrices ou inhibitrices. Si la somme des entrées au niveau du neurone post-synaptique dépasse le seuil synaptique, une synapse inhibitrice va empêcher le déclenchement d'un potentiel d'action tandis qu'une synapse excitatrice va le

favoriser.

Ainsi, dans la suite, une synapse chimique sera modélisée par une fonction de couplage non-linéaire et plus précisément par une fonction sigmoïde. En effet, c'est ce type de fonction qui permet de modéliser le comportement d'un mécanisme à seuil. Une synapse électrique sera modélisée par une fonction de couplage linéaire, car alors c'est une connexion directe qui existe entre les neurones. La caractéristique inhibitrice ou excitatrice d'une synapse sera donnée par la valeur de certains paramètres de la fonction de couplage.

Enfin, les synapses chimiques peuvent être lentes ou rapides. Autrement dit, une synapse qui "s'allume" lorsque le seuil synaptique est atteint peut "s'éteindre" brutalement une fois le neurone post-synaptique activé, on dit alors que la synapse est *rapide*, ou elle peut s'éteindre progressivement et rester active un certain temps et la synapse est alors dite *lente*. Ces deux caractéristiques ont également leur traduction mathématique, que l'on abordera plus tard.

## 5.2 Un axe d'étude : la synchronisation

La synchronisation est une caractéristique omniprésente dans beaucoup de systèmes naturels et dans les sciences non-linéaires. Le mot *synchronisation* vient du grec *syn* (commun) et *chronos* (temps) et signifie avoir le même comportement au même moment. La synchronisation de deux systèmes dynamiques signifie donc généralement que l'un des systèmes copie le mouvement de l'autre. Lorsque le comportement de plusieurs systèmes se synchronisent, ces systèmes sont dits *synchrones*. On sait que beaucoup d'oscillateurs couplés, grâce à de faibles interactions, font apparaître un phénomène de synchronisation.

Il existe plusieurs types de synchronisation. Par exemple, la synchronisation *complète* (ou identique), pour laquelle les états des systèmes en interaction coïncident ou la synchronisation *généralisée*, qui est une extension du phénomène précédent impliquant la présence de relations fonctionnelles entre les deux systèmes couplés. Si cette relation est l'identité, on retrouve la synchronisation identique. Enfin, il existe la synchronisation *de phase*, qui correspond à un entraînement des phases des oscillateurs (chaotiques), alors que leurs amplitudes ne sont pas obligatoirement corrélées.

Les premiers travaux sur la synchronisation ont été effectués sur les oscillateurs périodiques. L'observation du phénomène de synchronisation (périodique) en physique remonte à C.Huygens en 1673 qui a découvert que deux pendules d'horloge couplés très faiblement entraînent en synchronisation de phases, comme il le présente dans [43]. En effet, deux horloges suspendues à un support commun (sur la même poutre d'une pièce)

oscillaient avec exactement la même fréquence et avec des phases opposées à cause du faible couplage.

Depuis cette découverte, la synchronisation périodique a trouvé beaucoup d'applications, dans des domaines variés. Par exemple, dans les systèmes biologiques, on rencontre la synchronisation à différents niveaux. Les exemples vont de la modélisation du cœur à la sécrétion d'insuline dans le corps humain en passant par le système neuronal. On peut également observer ce phénomène en mécanique céleste avec la période de révolution des planètes et des satellites. On retrouve ainsi de nombreux articles concernant la synchronisation, par exemple [1, 5, 28, 29].

La recherche de synchronisation dans de grands ensembles de neurones est un problème important en neurosciences. En effet, les phénomènes de synchronisation sont reliés à différentes questions principales en neurosciences [27, 68, 69, 74]. Par exemple, la synchronisation semble être un mécanisme central à la fois pour les processus d'information neuronale à l'intérieur d'une zone du cerveau aussi bien que pour la communication entre les différentes zones du cerveau. Les résultats d'expériences sur des animaux ont indiqué que la synchronisation de l'activité neuronale dans le cortex visuel serait responsable des connections entre des particularités visuelles différentes mais liées de telle sorte qu'un motif visuel puisse être reconnu dans son ensemble, voir [31, 68] et les références qui y sont proposées. De plus, il semble que la synchronisation de l'activité oscillatoire dans le cortex sensorimoteur pourrait être utile pour l'intégration et la coordination de l'information sous-jacente dans le contrôle moteur.

La synchronisation est le mécanisme qui maintient les rythmes vitaux comme celui de la respiration. Koshiya and Smith [50] ont montré que ce rythme est généré par un réseau de neurones *pacemaker* couplés par des synapses dans le bas du tronc cérébral. En effet, si on "découple" les neurones avec des bloqueurs pharmacologiques qui agissent sur les transmissions synaptiques, ils continuent de présenter des salves de potentiels d'action mais de façon asynchrone. D'un autre côté, la synchronisation est responsable de tremblements pathologiques [26, 21] et semble jouer un rôle important dans plusieurs maladies neurologiques comme l'épilepsie [23].

Des potentiels venant de plusieurs neurones, s'ils sont synchronisés, peuvent impliquer des fluctuations mesurables du signal de l'ElectroEncephaloGraphie (EEG). L'analyse spectrale de l'EEG montre que les neurones peuvent osciller de façon synchrone dans plusieurs intervalles de fréquence [69]. L'émission de potentiels d'action simultanés dans une population de neurones est une réponse typique à différents stimuli : visuels [31], olfactifs [71] ou tactiles [72]. D'autres types de synchronisation de neurones sont présentés dans [73] ou encore [22].

### 5.3 Généralités sur la synchronisation de systèmes chaotiques

Même si, à l'origine, la notion et la théorie de la synchronisation impliquaient la périodicité des oscillations, la notion de synchronisation a été généralisée au cas d'oscillateurs chaotiques en interaction. La découverte du chaos déterministe a induit un nouveau type de systèmes oscillatoires. On trouve ces oscillateurs chaotiques dans beaucoup de systèmes dynamiques d'origines différentes. Le comportement de tels systèmes est caractérisé par une instabilité et une prévisibilité limitée dans le temps.

On rappelle qu'un système est *chaotique*, entre autres, s'il est déterministe, s'il a un comportement apériodique et s'il présente une sensibilité aux conditions initiales. Pour un système chaotique, deux trajectoires qui débutent relativement proches l'une de l'autre divergent exponentiellement dans le temps. Ainsi, à première vue, la synchronisation de systèmes chaotiques peut paraître surprenante, car intuitivement, la sensibilité aux conditions initiales devrait empêcher toute synchronisation. En effet, il est difficile d'imaginer que deux systèmes chaotiques puissent produire le même signal chaotique, à moins qu'ils ne soient initialisés exactement au même point, ce qui est physiquement généralement impossible.

Malgré cela, durant les trois dernières décennies, de nombreuses études sur la synchronisation se sont tournées vers les systèmes chaotiques, comme on peut le voir, par exemple dans [4, 6, 7, 9, 10, 17, 59, 82]. Il a ainsi été montré que deux systèmes chaotiques peuvent se synchroniser si on les couple. La synchronisation du chaos est donc réelle et peut avoir des applications importantes. En effet, beaucoup de chercheurs ont depuis travaillé sur la théorie, les représentations, ou les applications des mouvements synchronisés dans les systèmes chaotiques couplés. Une grande variété d'applications en est ressortie. Par exemple, pour augmenter la puissance des lasers, pour synchroniser les sorties de circuits électroniques, pour contrôler les oscillations des réactions chimiques, pour coder des messages électroniques, pour sécuriser les communications ...

Cependant, les caractéristiques particulières des systèmes chaotiques rendent inapplicable l'application directe de la méthode de développement pour la synchronisation d'oscillateurs périodiques.

Dans le cas d'une configuration *maître-esclave*, on définit un système chaotique (le maître),

$$(5.1) \quad \frac{dX}{dt} = F(X), \quad X \in \mathbb{R}^n$$

qui commande un autre système chaotique (l'esclave),

$$(5.2) \quad \frac{dY}{dt} = F(X, Y), \quad Y \in \mathbb{R}^m.$$

La synchronisation a lieu lorsque  $Y$  copie asymptotiquement d'une certaine manière un sous-ensemble  $X_p$  de  $X$ . C'est à dire qu'il existe une relation entre ces deux systèmes couplés, qui pourrait être une fonction  $\psi$  régulière inversible.

Ainsi, si l'on connaît, après un état transitoire, l'état du premier système, cela nous permet de prévoir l'état du second.

$$Y(t) = \psi(X(t)).$$

On a généralement  $n > m$ , mais pour faciliter la lecture, on va s'intéresser au cas où  $m = n$ , et donc où  $X = X_p$ . Soit la notation,

$$X_{\perp}(t) = Y(t) - \psi(X(t))$$

Les systèmes (5.1) et (5.2) sont synchronisés si,

$$(5.3) \quad \|X_{\perp}(t)\| \longrightarrow 0 \text{ quand } t \longrightarrow +\infty$$

- Si  $\psi$  est la fonction identité, ce processus s'appelle *synchronisation identique*.

Le système (5.2) synchronise avec le système (5.1) si l'ensemble  $M = \{(X, Y) \in \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^n, Y = X\}$  est un ensemble attracteur avec un bassin d'attraction  $B$  ( $M \subset B$ ) tel que :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|X(t) - Y(t)\| = 0 \quad \forall (X(0), Y(0)) \in B$$

Ainsi ce régime correspond à la situation où toutes les variables des deux (ou plus) systèmes chaotiques couplés convergent.

- Si  $\psi$  n'est pas la fonction identité, le phénomène est plus général et on l'appelle *synchronisation généralisée*.

Le système (5.2) synchronise avec le système (5.1) de façon générale s'il existe une transformation  $\psi : \mathbb{R}^n \longrightarrow \mathbb{R}^m$ , une variété  $M = \{(X, Y) \in \mathbb{R}^{n+m}, Y = \psi(X)\}$  et un sous-ensemble  $B$  (avec  $B \subset M$ ) tels que pour tout  $(X_0, Y_0) \in B$ , la trajectoire issue des conditions initiales  $(X_0, Y_0)$ , s'approche de  $M$  quand  $t \rightarrow +\infty$ .

Dans le cas de la synchronisation identique, l'équation (5.3) signifie qu'un certain hyperplan  $M$ , appelé *variété de synchronisation*,  $M \subset \mathbb{R}^{2n}$ , est asymptotiquement stable. C'est à dire que l'on doit montrer qu'il n'y a plus de mouvement transversal à la variété de synchronisation.

Pour l'étude de la stabilité de la synchronisation, on peut utiliser, par exemple, les exposants conditionnels de Lyapunov ou encore la stabilité asymptotique.

Soit l'équation variationnelle correspondant au système transverse  $X_{\perp}$ ,

$$(5.4) \quad \frac{dX_{\perp}}{dt} = DF(X)X_{\perp}$$

où  $DF(X)$  est la jacobienne du champ de vecteurs évaluée sur la trajectoire  $X$ . Cette équation donne la dynamique du mouvement transverse à la variété de synchronisation. Ainsi, l'exposant conditionnel de Lyapunov nous dira si ce mouvement va disparaître ou non et si l'état de synchronisation est stable ou non.

Dans le cas d'une synchronisation identique, la stabilité de la synchronisation est assurée par la condition,

$$L_{max}^{\perp} < 0$$

où  $L_{max}^{\perp}$  est le plus grand exposant conditionnel de Lyapunov.

### 5.3.1 Synchronisation identique

La synchronisation identique est aussi appelée synchronisation complète [10]. C'est la forme de synchronisation du chaos la plus simple et la plus typique observée pour deux systèmes identiques.

La synchronisation de systèmes chaotiques est souvent étudiée pour des systèmes de la forme,

$$(5.5) \quad \begin{cases} \frac{dX}{dt} = F(X) + kN(Y - X) \\ \frac{dY}{dt} = G(Y) + kM(X - Y) \end{cases}$$

avec  $F, G \in \mathbb{R}^n$ ,  $(X, Y) \in (\mathbb{R}^n)^2$ ,  $k \in \mathbb{R}$ ,  $M, N \in \mathbb{R}^{n+m}$  matrices de couplage.

Si  $F = G$ , les deux sous-systèmes  $X$  et  $Y$  sont identiques. De plus, lorsque les deux matrices  $M$  et  $N$  sont non nulles, le couplage est dit bidirectionnel. Si l'une est non nulle et l'autre est nulle, le couplage est dit uni-directionnel.

Dans [59], l'utilisation de sous-systèmes stables de systèmes chaotiques pour construire des systèmes couplés synchronisés unidirectionnellement est proposée. On peut décrire

cette méthode de la façon suivante. Considérons le système dynamique de dimension  $n$ ,

$$(5.6) \quad \frac{du}{dt} = F(u)$$

On le divise en deux sous-systèmes ( $u = (v_1, w_1)$ ),

$$(5.7) \quad \begin{cases} \frac{dv_1}{dt} = G(v_1, w_1) \\ \frac{dw_1}{dt} = H(v_1, w_1) \end{cases}$$

où  $v_1 = (u_1, u_2, \dots, u_m)$ ,  $w_1 = (u_{m+1}, u_{m+2}, \dots, u_n)$ ,  $G = (F_1, F_2, \dots, F_m)$ ,  $H = (F_{m+1}, F_{m+2}, \dots, F_n)$ .

On crée ensuite un nouveau sous-système  $w_2$  identique au sous-système  $w_1$ . On a donc un système de dimension  $2n - m$ ,

$$(5.8) \quad \begin{cases} \frac{dv_1}{dt} = G(v_1, w_1) \\ \frac{dw_1}{dt} = H(v_1, w_1) \\ \frac{dw_2}{dt} = H(v_1, w_2) \end{cases}$$

La première composante variable d'état  $v(t)$  du système  $(v, w_1)$  est ensuite utilisée comme entrée du système  $w_2$ .

Le couplage est unidirectionnel et le sous-système  $(v, w_1)$  est appelé système maître (ou conducteur) et le système  $w_2$  est le système esclave (ou réponse). Dans ce contexte, on a les notions et les résultats suivants,

Si  $\lim_{t \rightarrow \infty} \|w_2(t) - w_1(t)\| = 0$  les deux sous-systèmes sont dits synchronisés.

Les exposants de Lyapunov du sous-système réponse  $w_2$  pour une trajectoire donnée  $v(t)$  sont dits exposants conditionnels de Lyapunov du système général.

Supposons que  $w_1(t)$  donne une trajectoire chaotique avec la condition initiale  $w_1(0)$  et  $w_2$  donne une trajectoire qui débute à un point proche  $w_2(0)$ . L'idée de base de Pecora et Carroll, [59], est d'établir la stabilité asymptotique du sous-système  $w_2$  par les exposants conditionnels de Lyapunov. Ils ont montré qu'une condition nécessaire et

suffisante pour que deux sous-systèmes  $w_1$  et  $w_2$  soient synchronisés est que tous les exposants conditionnels de Lyapunov soient négatifs.

Il existe un nombre fini de décompositions  $v - w$ , qui est borné par le nombre des sous-systèmes différents possibles. En divisant le système principal (5.6) de façon différente, la synchronisation n'aurait peut être pas eu lieu.

En général, seuls quelques sous-systèmes réponses ont des exposants conditionnels de Lyapunov négatifs et peuvent donc être utilisés pour implémenter les systèmes qui synchronisent afin d'utiliser la méthode de Pecora-Carroll. Il apparaît que dans certains cas, il n'est pas aussi facile d'utiliser les exposants conditionnels de Lyapunov que certains autres critères.

### Exemple : Synchronisation complète de deux Hindmarsh-Rose

Développons cette idée sur le système de Hindmarsh-Rose à trois équations suivant,

$$(5.9) \quad \begin{cases} \dot{x} = -x^3 + 3x^2 + y - z + 3.25 \\ \dot{y} = 1 - 5x^2 - y \\ \dot{z} = 0.008 \left( 4 \left( x + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z \right) \end{cases}$$

Comme vu précédemment grâce à l'étude de diagrammes de bifurcations, d'exposants de Lyapunov ainsi que de maxima locaux successifs, pour les valeurs de paramètres fixées dans (5.9), on sait que ce système peut osciller de façon chaotique. Il présente un attracteur chaotique en trois dimensions, comme on peut le voir sur la figure 5.2 en projection sur les plans  $(x, y)$ ,  $(x, z)$  et  $(y, z)$ .

Divisons le système (5.9) en deux sous-systèmes  $v = x_1$  et  $w_1 = (y_1, z_1)$ .

En créant une copie  $w_2 = (y_2, z_2)$  du sous-système  $w$ , on obtient le système dynamique de dimension 5,

$$(5.10) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1^3 + 3x_1^2 + y_1 - z_1 + 3.25 \\ \dot{y}_1 = 1 - 5x_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 = 0.008 \left( 4 \left( x_1 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_1 \right) \\ \dot{y}_2 = 1 - 5x_1^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 = 0.008 \left( 4 \left( x_1 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_2 \right) \end{cases}$$

Nos explorations numériques, figure 5.3, montrent que,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} |y_2 - y_1| = 0 \quad \text{et} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} |z_2 - z_1| = 0$$

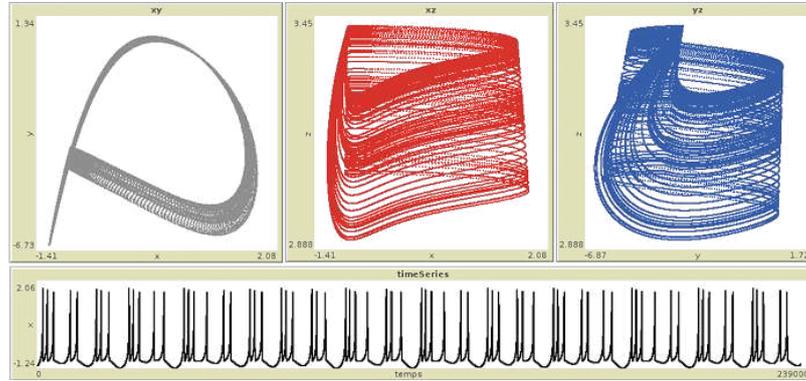


FIG. 5.2: Attracteur chaotique du système (5.9) en projection sur les plans  $(x, y)$ ,  $(x, z)$  et  $(y, z)$  et série temporelle  $(t, x)$ .

C'est à dire,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|w_2 - w_1\|_{\infty} = 0$$

Ainsi, les deux sous-systèmes  $w_1$  et  $w_2$  sont synchronisés.

Il est également facile de vérifier que sous l'effet de petites perturbations de paramètres, la synchronisation persiste. Par ailleurs, on peut calculer l'exposant conditionnel de Lyapunov du système linéarisé autour de l'état synchronisé. Si ce dernier est négatif, alors la solution synchronisée est stable.

Dans [59], une méthode similaire pour construire un système comme (5.10) est donnée selon les étapes suivantes. Partons de deux copies du système (5.9).

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1^3 + 3x_1^2 + y_1 - z_1 + 3.25 \\ \dot{y}_1 = 1 - 5x_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 = 0.008 \left( 4 \left( x_1 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_1 \right) \\ \dot{x}_2 = -x_2^3 + 3x_2^2 + y_2 - z_2 + 3.25 \\ \dot{y}_2 = 1 - 5x_2^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 = 0.008 \left( 4 \left( x_2 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_2 \right) \end{cases}$$

Dans le deuxième sous-système, remplaçons tous les composants  $x_2$  par le signal qui vient du premier système  $x_1$ . Ainsi,  $\dot{x}_2 = \dot{x}_1$  et on a donc,

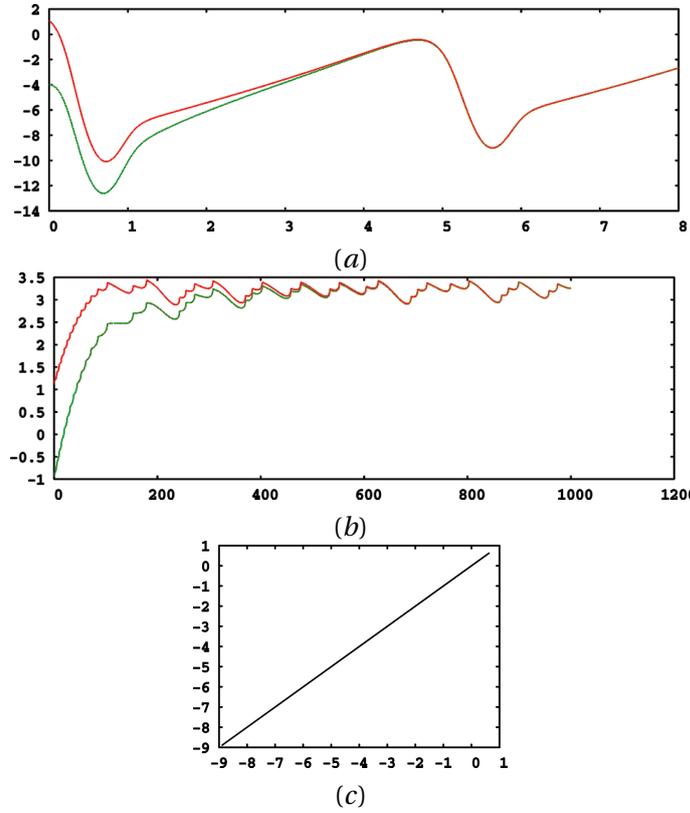


FIG. 5.3: Les figures (a) et (b) présentent les séries temporelles  $y_i(t)$  et  $z_i(t)$  ( $i = 1, 2$ ) du système (5.10). Partant de deux conditions initiales différentes, on observe que l'évolution de  $y_1$  et de  $y_2$  devient la même après un certain temps. Le même phénomène est observé pour la variable  $z$ . Ainsi, les sous-systèmes  $w_1$  et  $w_2$  sont synchronisés au-delà d'un certain temps. La figure (c) présente  $y_1$  en fonction de  $y_2$ . La présence d'une diagonale lorsque l'on regarde  $y_1$  en fonction de  $y_2$  indique que  $y_1 \approx y_2$  et ainsi, les deux systèmes synchronisent. Une courbe identique est obtenue lorsque l'on regarde  $z_1$  en fonction de  $z_2$ .

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1^3 + 3x_1^2 + y_1 - z_1 + 3.25 \\ \dot{y}_1 = 1 - 5x_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 = 0.008 \left( 4 \left( x_1 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_1 \right) \\ \dot{y}_2 = 1 - 5x_1^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 = 0.008 \left( 4 \left( x_1 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_2 \right) \end{cases}$$

Nous aboutissons ainsi au même système que (5.10). Il est donc naturel de penser que

la variable  $x_1$  dirige le second système, mais aussi de dire que le premier système dirige et que le second répond. C'est une méthode particulière qui peut être appliquée aux systèmes couplés unidirectionnellement.

### Synchronisation identique unidirectionnelle

Le système (5.5) avec  $F = G$  et  $N = 0$  est couplé de façon unidirectionnelle et donne,

$$(5.11) \quad \begin{cases} \frac{dX}{dt} = F(X) \\ \frac{dY}{dt} = F(Y) + kM(X - Y) \end{cases}$$

où  $M$  est la matrice qui détermine la combinaison linéaire des composants de  $X$  qui seront utilisés dans la différence,  $k$  détermine la force du couplage.

Dans la synchronisation unidirectionnelle, l'évolution du premier système n'est pas altérée par le couplage et le second système est contraint à copier la dynamique du premier. Considérons un exemple avec deux copies du système (5.9) avec,

$$(5.12) \quad M = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

On additionne donc le terme de couplage à la première équation du système réponse. On obtient le système suivant, couplé unidirectionnellement par un terme linéaire  $k(x_1 - x_2)$ .

$$(5.13) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1^3 + 3x_1^2 + y_1 - z_1 + 3.25 \\ \dot{y}_1 = 1 - 5x_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 = 0.008 \left( 4 \left( x_1 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_1 \right) \\ \dot{x}_2 = -x_2^3 + 3x_2^2 + y_2 - z_2 + 3.25 - k(x_2 - x_1) \\ \dot{y}_2 = 1 - 5x_2^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 = 0.008 \left( 4 \left( x_2 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_2 \right) \end{cases}$$

- pour  $k = 0$  : les deux sous-systèmes ne sont pas couplés,
- pour  $k > 0$  : les deux sous-systèmes sont couplés de façon unidirectionnelle,
- pour  $k \rightarrow +\infty$  : on retrouve la méthode de remplacement complet donnée dans l'exemple précédent.

Les explorations numériques permettent de trouver la valeur optimale  $k$  pour la synchronisation. C'est à dire que si l'on part de conditions initiales arbitraires, après un temps de transition, le système (5.13) génère le même attracteur que le système (5.9). Par conséquent, toutes les variables du sous-système chaotique couplé convergent comme on peut le voir sur la figure 5.4.

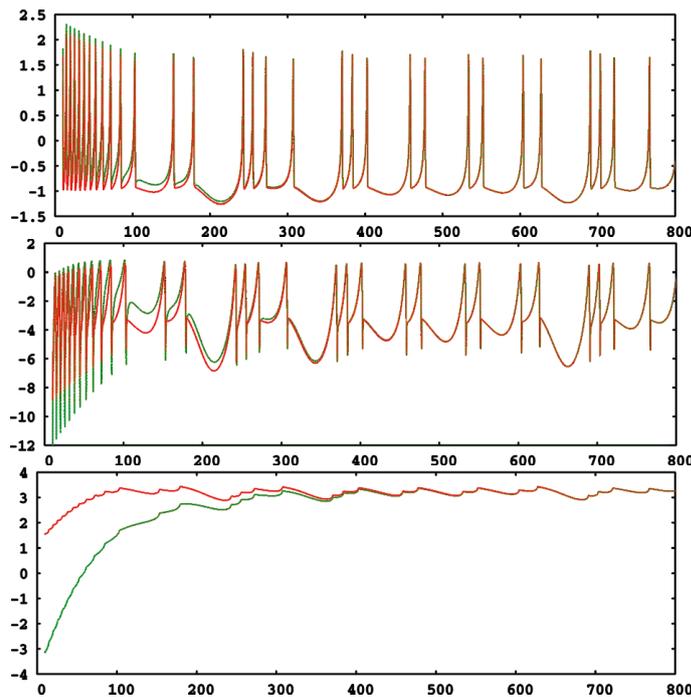


FIG. 5.4: Séries temporelles  $x_i(t)$ ,  $y_i(t)$ , et  $z_i(t)$  pour le système (5.13) ( $i = 1, 2$ ), pour une valeur du paramètre de couplage  $k$  fixée. Au bout d'un certain temps, les deux systèmes synchronisent parfaitement.

On pourrait également tracer  $x_1$  en fonction de  $x_2$ ,  $y_1$  en fonction de  $y_2$ ,  $z_1$  en fonction de  $z_2$  et observer des lignes diagonales qui indiquent également que les systèmes synchronisent.

### Synchronisation identique bidirectionnelle

Contrairement au cas unidirectionnel, dans le cas bidirectionnel, les systèmes sont connectés de telle façon qu'ils s'influencent l'un l'autre. C'est le cas de beaucoup de systèmes biologiques ou physiques (système cardiaque, respiratoire ...).

Prenons deux copies du système (5.9), couplés dans les deux sens par un terme linéaire  $k(x_1 - x_2)$ ,

$$(5.14) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1^3 + 3x_1^2 + y_1 - z_1 + 3.25 - k(x_1 - x_2) \\ \dot{y}_1 = 1 - 5x_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 = 0.008 \left( 4 \left( x_1 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_1 \right) \\ \dot{x}_2 = -x_2^3 + 3x_2^2 + y_2 - z_2 + 3.25 - k(x_2 - x_1) \\ \dot{y}_2 = 1 - 5x_2^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 = 0.008 \left( 4 \left( x_2 + \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right) - z_2 \right) \end{cases}$$

On peut avoir numériquement une idée de la valeur de  $k$  pour laquelle on a de la synchronisation en traçant par exemple  $x_1$  en fonction de  $x_2$  pour différentes valeurs de couplage  $k$  et regarder la valeur de  $k$  à partir de laquelle nous obtenons une diagonale. C'est ce que nous pouvons voir, par exemple, sur la figure 5.5. Il est également possible de tracer le plus grand exposant de Lyapunov du système transverse en fonction de la force de couplage, c'est ce que nous pouvons voir sur la figure 5.7. S'il est négatif, on peut dire que  $(0, 0, 0)$  est un équilibre stable du système transverse, c'est-à-dire que les systèmes synchronisent.

### Variété de synchronisation et stabilité

Géométriquement, le fait que les systèmes (5.13) et (5.14), lorsqu'il y a synchronisation, génèrent le même attracteur que le système (5.9), implique que les attracteurs d'un système de dimension 6 sont confinés dans un hyperplan de dimension 3 (la *variété de synchronisation*), définie par  $Y(x_2, y_2, z_2) = X(x_1, y_1, z_1)$ .

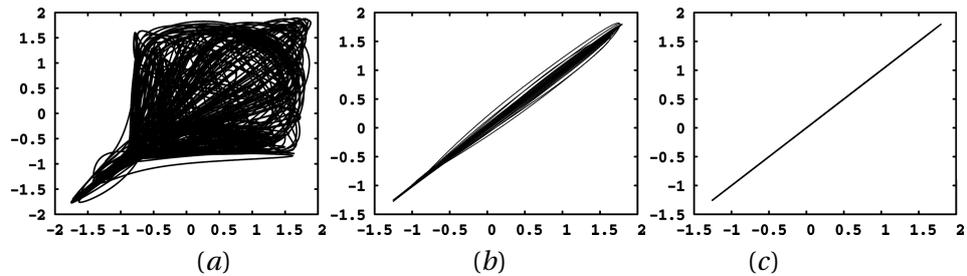


FIG. 5.5: Pour le système (5.14), tracé de  $x_1$  en fonction de  $x_2$  pour (a)  $k = 0.2$ , (b)  $k = 0.5$  et (c)  $k = 0.6$ . On observe donc un phénomène de synchronisation pour  $k \geq 0.6$ .

Cependant, nous pouvons également tracer toutes les combinaisons des variables  $x_i$ ,  $y_i$  et  $z_i$  ( $i = 1, 2$ ) et obtenir le même résultat, à partir du moment où le mouvement doit, en cas de synchronisation, rester sur l'hyperplan défini sur  $\mathbb{R}^6$  par les égalités  $x_1 = x_2$ ,

$y_1 = y_2, z_1 = z_2$ . Cet hyperplan, que l'on peut voir figure 5.6, est stable. Comme il a été dit précédemment, les exposants conditionnels de Lyapunov du système linéarisé autour de l'état synchrone peuvent déterminer la stabilité de la solution synchronisée. Cela implique que l'on a besoin que l'origine du système transverse,  $X_{\perp}$ , soit asymptotiquement stable. Pour voir cela pour chacun des systèmes (5.13) et (5.14) on prend un nouvel ensemble de coordonnées,  $X_{\perp} = Y - X$  tel que,  $x_{\perp} = x_2 - x_1, y_{\perp} = y_2 - y_1$  et  $z_{\perp} = z_2 - z_1$ .

L'origine (0,0,0) est évidemment un point fixe pour ce système transverse, à l'intérieur de la variété de synchronisation.

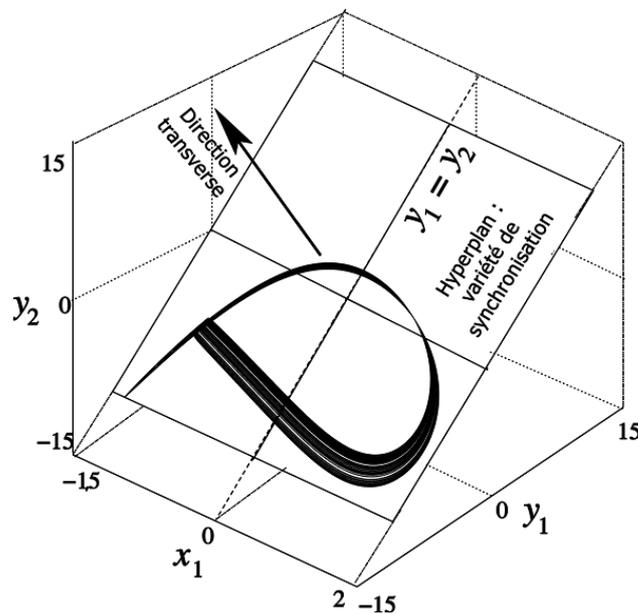


FIG. 5.6: Le phénomène de synchronisation des systèmes (5.13) ou (5.14) survient sur un attracteur chaotique encastré dans la variété de synchronisation, qui est l'hyperplan défini par  $x_1 = x_2, y_1 = y_2$ , et  $z_1 = z_2$ .

Pour des petites déviations depuis la variété de synchronisation, ce système se réduit à des équations variationnelles typiques,

$$(5.15) \quad \frac{dX_{\perp}}{dt} = DF(X)X_{\perp}$$

où  $DF(X)$  est la jacobienne du champ de vecteurs évaluée sur la trajectoire,

$$(5.16) \quad \begin{pmatrix} \dot{x}_\perp \\ \dot{y}_\perp \\ \dot{z}_\perp \end{pmatrix} = V \begin{pmatrix} x_\perp \\ y_\perp \\ z_\perp \end{pmatrix}$$

Pour les systèmes (5.13) et (5.14), si on ne fixe pas les différents paramètres, on obtient,

$$(5.17) \quad V = V_i = \begin{pmatrix} 2xa - 3x^2 - k_i & 1 & -1 \\ -2dx & -1 & 0 \\ rb & 0 & -r \end{pmatrix}$$

où  $k_i = k$  pour (5.13) et  $k_i = 2k$  pour (5.14).

Remarquons que la seule différence entre les deux matrices  $V_i$  est le couplage  $k$  qui a un facteur 2 dans le cas bidirectionnel.

La figure 5.7 montre la dépendance de  $L_{max}^\perp$  sur  $k$ , pour les deux exemples de couplage, unidirectionnel et bidirectionnel.  $L_{max}^\perp$  devient négatif quand  $k$  augmente, ce qui assure la stabilité de l'état synchronisé, pour les systèmes (13) et (14).

Notons que cela peut également être prouvé analytiquement, [17] en utilisant une fonction de Lyapunov qui convient et en utilisant une version étendue du principe d'invariance de LaSalle.

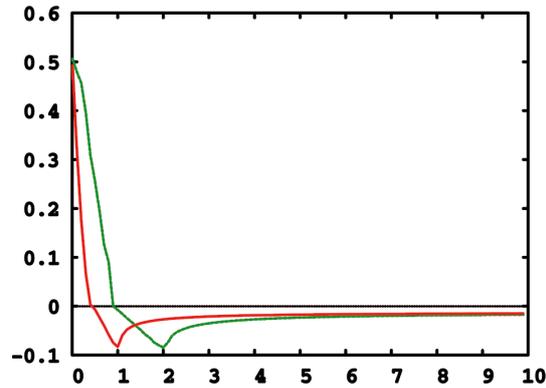


FIG. 5.7: Le plus grand exposant transverse de Lyapunov  $L_{max}^\perp$  comme fonction de force de couplage  $k$  dans le système unidirectionnel (5.13) (trait rouge) et dans le système bidirectionnel (5.14) (trait vert).

### 5.3.2 Synchronisation généralisée

Les systèmes chaotiques identiques synchronisent en suivant la même trajectoire chaotique. Cependant, dans le monde réel, les systèmes ne sont en général pas identiques. Par exemple, lorsque les paramètres de deux systèmes identiques couplés ne sont pas les mêmes ou quand ces systèmes couplés appartiennent à des classes différentes, on ne peut s'attendre à trouver une synchronisation identique, parce qu'il n'existe pas de variété invariante  $X = Y$  comme pour la synchronisation identique.

Pour les systèmes non identiques, il faut examiner différents types de synchronisation [1]. Il a été montré que lorsque deux systèmes différents sont couplés avec une valeur de couplage assez forte, une relation synchrone générale entre leurs états peut exister et peut être exprimée par une fonction régulière inversible :  $Y(t) = \psi(X(t))$ .

Ce phénomène s'appelle la *synchronisation généralisée*, c'est donc une forme plus générale que la synchronisation identique pour des systèmes non identiques. Elle peut aussi apparaître pour des systèmes identiques, par exemple pour les systèmes qui vérifient  $F(-X) = -F(X)$  (symétrie).

La synchronisation généralisée a été introduite pour des systèmes couplés unidirectionnels par Rulkov *et al* en 1995 [64]. Pour rendre la lecture plus facile, on va également travailler sur des systèmes continus, couplés unidirectionnellement.

$$(5.18) \quad \frac{dX}{dt} = F(X), \quad \frac{dY}{dt} = G(Y, u(t))$$

où  $X \in \mathbb{R}^n$ ,  $Y \in \mathbb{R}^m$ ,  $F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ ,  $G : \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^m$ ,  $u(t) = (u_1(t), \dots, u_k(t))$ ,  $u_i(t) = h_i(X(t), X_0)$ .

Deux systèmes dynamiques (non identiques) sont dits synchronisés au sens généralisé s'il y a une fonction continue  $\psi$  dans l'espace des phases du premier dans celui du second, qui transforme les orbites du premier en celles du second. Le principal problème est de savoir quand et sous quelles conditions le système (5.18) admet de la synchronisation généralisée.

Le théorème nous dit qu'une condition nécessaire et suffisante pour que le système (5.18) synchronise au sens généralisé est que  $\forall u(t) = u(X(t), X_0)$  le système,

$$\frac{dY}{dt} = G(Y, u(t))$$

est asymptotiquement stable.

Lorsque l'on ne peut pas trouver de fonction de Lyapunov pour utiliser ce théorème, on peut calculer numériquement l'exposant conditionnel de Lyapunov du système réponse et utiliser le théorème qui dit que le premier et le deuxième sous-système du système

(5.18) synchronisent au sens généralisé si et seulement si tous les exposants conditionnels de Lyapunov sont négatifs.

La définition de  $\psi$  a l'avantage de permettre la discussion de la synchronisation de systèmes non identiques et dans un même temps, de parler de synchronisation en terme de propriété de variété de synchronisation. Il est donc important d'étudier l'existence de la transformation  $\psi$  et sa nature (continuité, régularité...). Malheureusement, sauf dans certains cas particuliers [1], on pourra rarement donner la formule de l'application  $\psi$ .

## 5.4 Stabilité de la variété de synchronisation

L'étude de la synchronisation au sein de réseaux de systèmes dynamiques demande donc non seulement de trouver la solution synchrone mais aussi de montrer sa stabilité. La question qui se pose alors est la suivante : sous quelles conditions sur la force et la configuration de couplage, la variété de synchronisation est elle stable ? Cette question a été traitée en terme de condition nécessaire dans [60] ou suffisante dans [7]. On rappelle ici rapidement les méthodes donnant les conditions suffisantes ou nécessaires de la stabilité globale ou locale de la variété de synchronisation.

### 5.4.1 Critère de synchronisation basé sur les valeurs propres

Dans [80], Wu et Chua ont proposé un critère de synchronisation dans un réseau de systèmes dynamiques couplés linéairement, qui implique une relation entre les coefficients de couplage dans différents réseaux. Pour deux réseaux de systèmes dynamiques couplés linéairement de  $N_1$  et  $N_2$  individus identiques, de topologies  $A_1$  et  $A_2$  et de coefficients de couplage  $\sigma_1$  et  $\sigma_2$ , ils ont montré la relation suivante,

$$(5.19) \quad \sigma_1 \lambda(A_1) = \sigma_2 \lambda(A_2)$$

où  $\lambda(A_1)$  et  $\lambda(A_2)$  sont les plus grandes valeurs propres négatives des matrices de couplage  $A_1$  et  $A_2$ . Le réseau  $A_1$  est globalement synchronisé si et seulement si le réseau  $A_2$  est globalement synchronisé.

Une conséquence immédiate de ce résultat est que l'on peut prédire la synchronisation d'un réseau de toute taille juste par la connaissance du seuil de synchronisation d'un réseau constitué de deux systèmes dynamiques mutuellement couplés. Ainsi, si  $\sigma^*$  est le seuil de couplage pour synchroniser deux systèmes mutuellement couplés, alors le seuil de couplage  $\sigma_N^*$  pour un réseau de  $N$  systèmes couplés et la plus grande valeur propre négative de la matrice de couplage  $\lambda^*$  sont donnés par,

$$(5.20) \quad \sigma_N^* = \frac{2\sigma^*}{|\lambda^*|}$$

Cependant, il a été montré dans [60] que cette condition n'est vérifiée que dans certains cas. Dans un réseau d'oscillateurs chaotiques de type Lorenz ou Hindmarsh-Rose, dans lequel il n'y a pas de désynchronisation lorsque l'on augmente le couplage, cette condition prédit correctement le seuil de synchronisation de réseaux de toutes les tailles et de toutes les structures de couplage [8]. Dans un réseau d'oscillateurs de Rossler, l'augmentation du couplage faisant apparaître des fenêtres de désynchronisation, cette condition n'est pas satisfaite.

#### 5.4.2 Méthode dite *Master-stability-function*

La méthode dite *Master-stability-function* proposée par Pecora et Carroll dans [60] donne des conditions nécessaires pour la stabilité locale de la variété de synchronisation  $x_1(t) = x_2(t) = \dots = x_N(t) = s(t)$ .

Considérons un ensemble de  $N$  systèmes dynamiques couplés,

$$\dot{x}_i = F_i(x_i) - \sigma \sum_{j=1}^N c_{ij} H_{ij}(x_j)$$

Dans cette expression,  $\dot{x}_i = F_i(x_i)$  gouverne la dynamique de l'oscillateur  $x_i$ ,  $\sigma$  est la force de couplage,  $H_{ij}$  est la fonction de couplage entre les systèmes  $i$  et  $j$  et  $C = c_{ij}$  est la matrice de connexion dont un coefficient  $c_{ij}$  n'est nul que dans le cas où les systèmes  $i$  et  $j$  ne sont pas couplés. Dans la suite, on se place dans le cas où tous les systèmes sont identiques et couplés par la même fonction de couplage. On a donc,

$$(5.21) \quad \dot{x}_i = F(x_i) - \sigma \sum_{j=1}^N c_{ij} H(x_j)$$

De plus, on se place dans le cas où la somme des éléments de chaque ligne de la matrice de connectivité est nulle, i.e. les éléments diagonaux sont donnés par  $c_{ii} = -\sum_{i \neq j} c_{ij}$ . La

stabilité de la variété de synchronisation peut être déterminée par les équations variationnelles, c'est-à-dire que l'on suppose que chaque système dynamique subit une très légère perturbation  $\zeta_i$  de l'état de synchronisation  $s(t)$ , on a donc  $x_i(t) = s(t) + \zeta_i$ . Les équations variationnelles sont données par,

$$(5.22) \quad \dot{\zeta}_i = DF(s)\zeta_i - \sigma \sum_{j=1, j \neq i}^N c_{ij} H\zeta_j, \quad i = 1, 2, \dots, N$$

où  $D$  est la matrice jacobienne.

Bien que (5.22) permet de considérer tous les types de graphes, c'est-à-dire les graphes unidirectionnels et bidirectionnels, on suppose le couplage bidirectionnel et on considère la matrice  $C$  symétrique. On peut donc écrire  $C = \Gamma \Omega \Gamma^T$ , où  $\Omega$  est la matrice diagonale des valeurs propres et  $\Gamma$  est la matrice orthogonale dont les colonnes sont les

vecteurs propres réels correspondants de  $C$ . Soit maintenant  $\zeta = (\zeta_1, \zeta_2, \dots, \zeta_N) = \eta \Gamma^T$  où  $\eta = (\eta_1, \eta_2, \dots, \eta_N)$ . Alors (5.22) est équivalent à,

$$(5.23) \quad \dot{\eta}_i = DF(s)\eta_i - \sigma \lambda_i H \eta_i, \quad i = 1, 2, \dots, N$$

où les  $\lambda_i$  sont les valeurs propres de  $C$ , ordonnées de telle sorte que  $0 = \lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_N$ , avec  $\lambda_1 = 0$  la valeur propre associée à la variété de synchronisation  $s(t)$ . En effet,  $\eta_i$  est la force de couplage du  $i$ ème vecteur propre de  $C$  pour la perturbation  $\zeta$ .

Le plus grand exposant de Lyapunov de l'équation variationnelle (5.23) donné en fonction de la force de couplage  $a$ ,  $\Lambda(a = \sigma \lambda_i)$ , appelé *Master-stability-function*, donne la stabilité linéaire de la variété de synchronisation, c'est-à-dire que si  $\Lambda(a) < 0$ , l'état synchrone est linéairement stable. Cette fonction ne dépend que de la configuration de couplage définie par  $H$  et de la dynamique individuelle des systèmes dynamiques exprimée par  $F(\cdot)$ . En d'autres termes, cette méthode permet de déterminer la stabilité de la variété de synchronisation en fonction à la fois de la dynamique individuelle de chaque composant, c'est-à-dire la *Master-stability-function* et de la structure du réseau, c'est-à-dire les  $\lambda_i$ . On a ainsi obtenu une condition nécessaire pour la stabilité locale de la variété de synchronisation. Il est alors intéressant de noter que la *Master-stability-function* est calculée pour un système dynamique avec un certain  $H$  et il ne reste qu'à calculer  $\lambda_1$  et  $\lambda_N$  de  $C$  pour déterminer les conditions de synchronisation du système (5.21).

En général, la *Master-stability-function* de systèmes dont on sait qu'ils synchronisent peut prendre deux formes. Pour une classe de systèmes comme les oscillateurs de Lorenz couplés par leur première variable, la fonction  $\Lambda(a)$  s'annule pour une valeur de la force de couplage  $a = a^*$  et reste négative pour tous les  $a > a^*$ . D'autres systèmes, comme les oscillateurs de Rossler couplés par leur première variable, ont une *Master-stability-function* négative pour  $a_1^* < a < a_2^*$ . Cela signifie que dans le premier cas, les systèmes restent synchronisés lorsque l'on dépasse la valeur critique de synchronisation, tandis que dans le second cas, les systèmes peuvent se désynchroniser si la force de couplage dépasse une certaine valeur.

### 5.4.3 Méthode dite *Connection-graph-stability*

Dans [7], Belykh *et al* ont développé une autre méthode, appelée *Connection-graph-stability*, permettant d'obtenir des conditions suffisantes pour la stabilité globale de la variété de synchronisation. Cette méthode est basée sur le calcul de la longueur des chemins dans le graphe de connection. Comme nous l'avons vu, les deux méthodes présentées précédemment nécessitent le calcul du spectre de la matrice de connection. Une alternative pour établir des conditions suffisantes de synchronisation complète sans exprimer explicitement ce spectre est d'utiliser la méthode *Connection-graph-stability*. Cette méthode est basée sur la construction d'une fonction de Lyapunov qui garantit

la stabilité globale asymptotique de la variété de synchronisation et combine la théorie des graphes avec la dynamique individuelle pour obtenir des règles de synchronisation. Cette méthode va au-delà de la stabilité locale puisqu'elle permet d'obtenir des résultats sur la stabilité globale. Elle permet de prédire quand la variété de synchronisation est stable et donne les bornes inférieures pour la synchronisation globale du système (5.21). L'étape principale de cette méthode est de déterminer un chemin  $P_{uv}$  du noeud  $u$  au noeud  $v$  ( $P_{uv} = P_{vu}$  pour des graphes non-orientés) pour chaque paire de noeuds  $(u, v)$  et calculer ensuite la longueur totale de tous les chemins choisis en empruntant les arêtes  $e \in E$  du graphe de connection du réseau. La constante de couplage qui garantit la synchronisation complète est proportionnelle à cette somme.

Dans [7], on trouve le théorème qui dit que la variété de synchronisation du système dynamique (5.21) est globalement asymptotiquement stable si,

$$(5.24) \quad \sigma_{ij}(t) > \frac{a}{N} b_{ij}, \quad \forall i, j = 1, \dots, N \quad \forall t$$

où  $N$  est le nombre de noeuds dans le réseau,  $\sigma_{ij}$  est la force de couplage de l'arête  $e_{ij}$  entre le  $i$ ème et le  $j$ ème noeud et  $a = \sigma^*$  est la force de couplage nécessaire pour obtenir la synchronisation complète de deux systèmes dynamiques mutuellement couplés.

La quantité  $b_{ij} = \sum_{u=1}^{N-1} \sum_{v>u}^N |P_{uv}|$  calculée pour chaque arête  $e_{ij}$ , est la somme des longueurs de tous les chemins  $P_{uv}$  qui passent par  $e_{ij}$ .

Ce théorème donne une borne stricte pour le minimum de la force de couplage qui garantit la synchronisation globale. Dans [7], la preuve de ce théorème est basée sur la fonction de Lyapunov et suppose un couplage symétrique, c'est-à-dire des graphes non-orientés. Comme pour le cas de la méthode *Master-stability-function*, cette borne dépend à la fois de la dynamique d'un système individuel et de la topologie du graphe. La méthode *Connection-graph-stability* permet de déterminer la force de couplage pour chaque couple de systèmes couplés mutuellement, ce qui garantit la synchronisation complète de tout le réseau. Contrairement à la méthode présentée précédemment, cette méthode est applicable à des réseaux dont la topologie évolue dans le temps. Cette méthode a également récemment été généralisée aux graphes orientés à topologie variable [8].

Par exemple, considérons le réseau de la figure 5.8 composé de 7 noeuds et 8 arêtes ( $e_{ij}$ ).

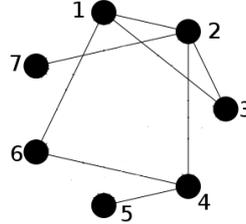


FIG. 5.8: Exemple de réseau composé de 7 noeuds et 8 arêtes.

On peut alors facilement déterminer le chemin le plus court entre chaque couple de noeuds dans le graphe,  $P_{12} = e_{12}$ ,  $P_{13} = e_{13}$ ,  $P_{14} = e_{12}e_{24}$ ,  $P_{15} = e_{16}e_{46}e_{45}$ ,  $P_{16} = e_{16}$ ,  $P_{17} = e_{12}e_{27}$ ,  $P_{23} = e_{23}$ ,  $P_{24} = e_{24}$ ,  $P_{25} = e_{24}e_{45}$ ,  $P_{26} = e_{24}e_{46}$ ,  $P_{27} = e_{27}$ ,  $P_{34} = e_{23}e_{24}$ ,  $P_{35} = e_{23}e_{24}e_{45}$ ,  $P_{36} = e_{13}e_{16}$ ,  $P_{37} = e_{23}e_{27}$ ,  $P_{45} = e_{45}$ ,  $P_{46} = e_{46}$ ,  $P_{47} = e_{24}e_{27}$ ,  $P_{56} = e_{45}e_{46}$ ,  $P_{57} = e_{45}e_{24}e_{27}$ ,  $P_{67} = e_{16}e_{12}e_{27}$ . Ainsi, pour calculer la somme des chemins passant par une arête, on calcule les  $b$  correspondant,

$$\begin{aligned}
 b_{12} &= |P_{12}| + |P_{14}| + |P_{17}| + |P_{67}| = 1 + 2 + 2 + 3 = 8 \\
 b_{13} &= |P_{13}| + |P_{36}| = 1 + 3 = 3 \\
 b_{16} &= |P_{15}| + |P_{16}| + |P_{36}| + |P_{67}| = 3 + 1 + 2 + 3 = 9 \\
 b_{23} &= |P_{23}| + |P_{34}| + |P_{35}| + |P_{37}| = 1 + 2 + 3 + 2 = 8 \\
 b_{24} &= |P_{14}| + |P_{24}| + |P_{25}| + |P_{26}| + |P_{34}| + |P_{35}| + |P_{47}| + |P_{57}| \\
 &= 2 + 1 + 2 + 2 + 2 + 3 + 2 + 3 = 17 \\
 b_{27} &= |P_{17}| + |P_{27}| + |P_{37}| + |P_{47}| + |P_{57}| + |P_{67}| = 2 + 1 + 2 + 2 + 3 + 3 = 13 \\
 b_{45} &= |P_{15}| + |P_{25}| + |P_{35}| + |P_{45}| + |P_{56}| + |P_{57}| = 3 + 2 + 3 + 1 + 2 + 3 = 14 \\
 b_{46} &= |P_{15}| + |P_{26}| + |P_{46}| + |P_{56}| = 3 + 2 + 1 + 2 = 8
 \end{aligned}$$

Notons que nous avons choisi ici les chemins les plus courts mais l'utilisation de tout autre chemin aurait également donné des résultats corrects.

Calculons maintenant la force de couplage de synchronisation pour deux systèmes de Hindmarsh-Rose mutuellement couplés. On calcule ici analytiquement la borne  $\epsilon_2^*$  de la force de couplage pour obtenir de la synchronisation globale. Pour cela, on considère deux systèmes de Hindmarsh-Rose couplés mutuellement par leur première va-

riable,

$$(5.25) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1^3 + ax_1^2 + y_1 - z_1 + I - \varepsilon(x_1 - x_2) \\ \dot{y}_1 = 1 - dx_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 = r(s(x_1 - c_x) - z_1) \\ \dot{x}_2 = -x_2^3 + ax_2^2 + y_2 - z_2 + I - \varepsilon(x_2 - x_1) \\ \dot{y}_2 = 1 - dx_2^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 = r(s(x_2 - c_x) - z_2) \end{cases}$$

Afin d'étudier la variété de synchronisation  $D = \{x_1 = x_2, y_1 = y_2, z_1 = z_2\}$ , nous considérons les différences suivantes,

$$X = x_2 - x_1, \quad Y = y_2 - y_1 \quad \text{et} \quad Z = z_2 - z_1$$

Nous avons,

$$\begin{aligned} x_2^2 - x_1^2 &= (x_2 - x_1)(x_2 + x_1) \\ x_2^3 - x_1^3 &= \frac{(x_2 - x_1)((x_2 - x_1)^2 + 3(x_2 + x_1)^2)}{4} \end{aligned}$$

Posons alors  $U = x_2 + x_1$  et réécrivons les équations précédentes,

$$\begin{aligned} x_2^2 - x_1^2 &= XU \\ x_2^3 - x_1^3 &= \frac{X(X^2 + 3U^2)}{4} \end{aligned}$$

On a donc le système suivant,

$$\begin{cases} \dot{X} = Y - Z - \frac{1}{4}X^3 + X(aU - \frac{3}{4}U^2 - 2\varepsilon) \\ \dot{Y} = -dXU - Y \\ \dot{Z} = r s X - r Z \end{cases}$$

L'origine ( $X = 0, Y = 0, Z = 0$ ) est un point fixe de ce système. Sa stabilité donne donc celle de la variété de synchronisation. Afin d'étudier sa stabilité, on considère la fonction de Lyapunov suivante [8],

$$W = \frac{1}{2}X^2 + \frac{\gamma}{2}Y^2 + \frac{1}{2rs}Z^2$$

où  $\gamma$  est un paramètre positif à déterminer. Le point d'équilibre est globalement asymptotiquement stable si la dérivée par rapport au temps le long des trajectoires de (5.25) de  $W$  est définie négative. Or, la dérivée de  $W$  est,

$$\dot{W} = -\frac{X^4}{4} - \frac{Z^2}{s} - [AX^2 - BXY + \gamma Y^2]$$

où  $A = \frac{3}{4}U^2 - aU + 2\varepsilon$ ,  $B = \gamma dU - 1$ .

Les deux premiers termes de cette dérivée,  $S_1 = -\frac{X^4}{4}$  et  $S_2 = -\frac{Z^2}{s}$  étant négatifs, il nous reste à trouver les conditions pour lesquelles le dernier terme de cette expression  $S_3 = -(AX^2 - BXY + \gamma Y^2)$  est négatif. Or, on a bien  $AX^2 - BXY + \gamma Y^2 > 0$  si les deux conditions suivantes sont vérifiées,

$$(i) \quad A = \frac{3}{4}U^2 - aU + 2\varepsilon \text{ donc les racines de l'équation } A = 0 \text{ sont } U_{1,2} = \frac{2(a \pm \sqrt{a^2 - 6\varepsilon})}{3},$$

ainsi cette équation n'a pas de solution et  $A > 0$  lorsque

$$\varepsilon > \frac{a^2}{6}$$

$$(ii) \quad \gamma A - \frac{B^2}{4} > 0 \Leftrightarrow (3 - \gamma d^2)U^2 - 2(a - 2d)U + 8\varepsilon - \frac{1}{\gamma} > 0. \text{ Cette condition est vérifiée}$$

si

$$\varepsilon > \frac{1}{8\gamma} + \frac{(d-2a)^2}{8(3-\gamma d^2)} \text{ et } \gamma < \frac{3}{d^2}$$

Avec ces conditions, on obtient une borne pour la force de couplage qui permet d'avoir de la synchronisation,

$$\varepsilon_2^* = \max\left(\frac{a^2}{6}, \frac{1}{8\gamma} + \frac{(d-2a)^2}{8(3-\gamma d^2)}\right)$$

Le paramètre  $\gamma$  est choisi de telle sorte que  $\gamma < \frac{3}{d^2}$ .

Si l'on se place dans une région chaotique avec  $d = 5$ , on peut choisir  $\gamma = 0.1$ .

Cette condition suffisante donne une sur-estimation du seuil de la valeur de la force de couplage pour laquelle les deux systèmes synchronisent. Cependant, elle nous garantit la stabilité de la synchronisation lorsque la force de couplage est supérieure à ce seuil.

## SYNCHRONISATION COMPLÈTE - *HR*

---

6.1	Introduction . . . . .	115
6.2	Réseau complet . . . . .	119
6.2.1	Neurones identiques . . . . .	119
6.2.2	Neurones non identiques . . . . .	124
6.3	Différentes topologies de réseaux . . . . .	129
6.3.1	Couplage bidirectionnel . . . . .	129
6.3.2	Couplage unidirectionnel . . . . .	135

---

### 6.1 Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéressons au phénomène de synchronisation complète au sein de réseaux composés de modèles de Hindmarsh-Rose couplés. Dans un premier temps, nous considérons le cas de réseaux dans lesquels des neurones identiques sont tous connectés les uns aux autres. Un tel réseau peut être représenté par un graphe complet de  $n$  sommets. Chaque sommet représente un neurone et chaque arête représente une connexion synaptique. Cette connection peut être linéaire ou non-linéaire. Dans un second temps, les paramètres des systèmes modélisant le fonctionnement des neurones sont très légèrement modifiés afin de voir l'influence des petites perturbations de paramètres sur le phénomène de synchronisation dans le cas du couplage linéaire et du couplage non-linéaire. Enfin, le cas de différentes topologies simples de réseaux est ensuite abordé pour un couplage bidirectionnel mais aussi unidirectionnel, linéaire et non-linéaire. Dans chacune des situations présentée, nous nous intéressons

à la valeur de la force de couplage nécessaire pour observer un phénomène de synchronisation complète.

Les simulations numériques présentées dans ce chapitre ont été réalisées à l'aide de GraphStream, logiciel développé au sein du Laboratoire d'Informatique, de Traitement de l'Information et des Systèmes (LITIS), voir [20]. Cette bibliothèque JAVA permet de faciliter la représentation et la manipulation des graphes. Comme précédemment, la méthode Runge Kutta d'ordre 4 est utilisée pour intégrer les systèmes d'EDO de chaque noeud.

Afin de modéliser des connexions synaptiques entre plusieurs neurones, eux-mêmes modélisés par un système d'équations différentielles, nous utilisons des fonctions de couplage. Il est biologiquement sensé d'appliquer ces fonctions de couplage à la première variable, qui représente le potentiel de membrane. Ainsi, c'est dans la première équation que le couplage synaptique apparaît. Par ailleurs, rappelons qu'il existe deux types de synapses. Les synapses électriques seront ici modélisées par une fonction linéaire de la forme  $k(x_j - x_i)$ . Les synapses chimiques, quant à elles, seront modélisées par une fonction non-linéaire et plus particulièrement une fonction sigmoïde. Les synapses chimiques peuvent être lentes ou rapides, mais nous ne nous intéresserons ici qu'au cas des synapses chimiques rapides.

Dans la suite, on étudie la synchronisation complète de neurones et on dira que deux neurones  $x_1$  et  $x_2$  sont synchronisés si, pour une certaine force de couplage, on a  $|x_1 - x_2| \rightarrow 0$ . Sur les figures 6.1, cette propriété est représentée par la présence d'une diagonale dans le plan  $(x_1, x_2)$ . L'objectif ici est donc de trouver la force de couplage minimale pour obtenir cette propriété.

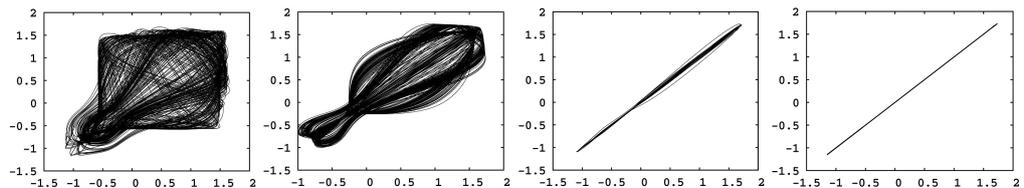


FIG. 6.1: Les deux neurones représentés par les variables  $(x_1, y_1, z_1)$  et  $(x_2, y_2, z_2)$  sont couplés et nous observons ici le potentiel de membrane  $x_1$  d'un neurone en fonction du potentiel de membrane  $x_2$  de l'autre neurone pour des forces de couplage croissantes. La présence d'une diagonale indique que  $x_1 \approx x_2$ . Les mêmes figures sont obtenues lorsque l'on observe  $y_1$  en fonction de  $y_2$  et  $z_1$  en fonction de  $z_2$ . On peut donc dire que pour une force de couplage suffisamment importante, le fonctionnement des deux neurones est identique. Ces neurones sont dits synchronisés.

Nous étudions dans cette partie la synchronisation de systèmes de Hindmarsh-Rose. Rappelons que ce système modélise le fonctionnement d'un neurone en prenant en compte le potentiel de membrane  $x$ , les flux rapides d'ions à travers la membrane  $y$  et les flux lents d'ions à travers la membrane  $z$ .

$$(6.1) \quad \begin{cases} \dot{x} &= y + ax^2 - x^3 - z + I \\ \dot{y} &= 1 - dx^2 - y \\ \dot{z} &= r(s(x - c_x) - z) \end{cases}$$

Soit maintenant le changement de variable suivant, présenté dans [9],  $y = 1 - y$ ,  $z = 1 + I + z$ ,  $d = a + \alpha$ ,  $c = -1 - I - sc_x$ , qui permet de réduire le nombre de paramètres. De ce changement de variable, on obtient le système suivant,

$$(6.2) \quad \begin{cases} \dot{x} &= ax^2 - x^3 - y - z \\ \dot{y} &= (a + \alpha)x^2 - y \\ \dot{z} &= r(sx + c - z) \end{cases}$$

Considérons maintenant un réseau de  $n$  neurones (6.2) couplés par leur première variable  $x_i$ . Un modèle de ce réseau est donné par,

$$(6.3) \quad \begin{cases} \dot{x}_i &= ax_i^2 - x_i^3 + y_i - z_i - h(x_i, x_j), \quad i \neq j, \quad i = 1, \dots, n, \quad j = 1, \dots, n \\ \dot{y}_i &= (a + \alpha)x_i^2 - y_i \\ \dot{z}_i &= r(sx_i + c - z_i) \end{cases}$$

La fonction  $h$  est la fonction de couplage, qui détermine donc le type de connexion entre le  $i^{eme}$  et le  $j^{eme}$  neurone.

Dans le cas d'un réseau de neurones connecté par des synapses électriques, on utilise la fonction de couplage,

$$(6.4) \quad h(x_i, x_j) = \varepsilon_n \sum_{j=1}^n c_{ij} \Gamma(x_j)$$

dans laquelle la fonction  $\Gamma(x_j)$  est la fonction linéaire,  $\Gamma(x_j) = x_i - x_j$ , pour  $i = 1, 2, \dots, n$ . Le paramètre  $\varepsilon_n$  représente la force de couplage. Les coefficients  $c_{ij}$  sont les coefficients de la matrice  $n \times n$  de connectivité  $C_n = (c_{ij})$ , définis par,

$$\begin{cases} c_{ij} &= 1 \quad \text{si } i \text{ et } j \text{ sont couplés} \\ c_{ij} &= 0 \quad \text{si } i \text{ et } j \text{ ne sont pas couplés} \end{cases} \quad i = 1, \dots, n, \quad j = 1, \dots, n, \quad i \neq j$$

Si le couplage entre les neurones est bidirectionnel, cette matrice sera donc symétrique. La matrice  $C_n$  est donc la matrice d'incidence des sommets du graphe.

Dans le cas de neurones connectés par des synapses chimiques rapides, la fonction de couplage est  $h$ , donnée dans [9],

$$(6.5) \quad h(x_i, x_j) = (x_i - V_{syn}) g_{syn} \sum_{j=1}^n c_{ij} \Gamma(x_j)$$

où  $g_{syn}$  est la force de couplage synaptique et la fonction  $\Gamma$  est une fonction non-linéaire à seuil,

$$(6.6) \quad \Gamma(x_j) = \frac{1}{1 + \exp(-\lambda(x_j - \Theta_{syn}))}$$

avec,

- $\Theta_{syn}$  est le seuil synaptique. Sa valeur est prise au “milieu” des spikes d’un burst et c’est donc un seuil atteint par tous les potentiels d’action. C’est le seuil au-delà duquel la synapse “s’allume”.
- $\lambda$  est définie dans [9]. Plus  $\lambda$  est grand et plus on approche de la fonction de heavyside.
- $V_{syn}$  est le “reversal potential”. Cette valeur est au-dessus de la valeur max d’un spike ( $x$ ) si la synapse est excitatrice et en-dessous si la synapse est inhibitrice. C’est donc le seuil qui rend la synapse inhibitrice ou excitatrice.

Les paramètres  $\Theta_{syn}$  et  $V_{syn}$  sont représentés sur une série temporelle et sur une projection en dimension 2 de portrait de phase sur la figure 6.1.

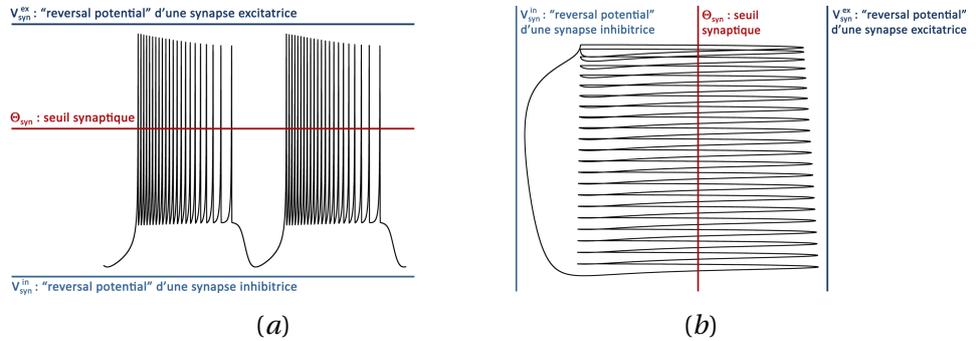


FIG. 6.2: Le paramètre  $\Theta_{syn}$  est le seuil synaptique, vu sur une série temporelle (a) et sur un portrait de phase projeté sur le plan  $(x, z)$  (b). C’est donc la valeur du potentiel de membrane au-delà de laquelle la synapse s’active. Elle est en général choisie au “milieu” des spikes. Les paramètres  $V_{syn}^{ex}$  et  $V_{syn}^{in}$  sont les “reversal potential”. La valeur de  $V_{syn}^{ex}$  (resp.  $V_{syn}^{in}$ ) est supérieure (resp. inférieure) à la valeur maximale (resp. maximale) du potentiel de membrane et est utilisée dans la modélisation de synapses excitatrices (resp. inhibitrices).

Lors des expérimentations numériques, nous utiliserons les paramètres suivants, souvent utilisés dans la littérature.

$$(6.7) \quad a = 2.8, \quad \alpha = 1.6, \quad c = 5, \quad s = 9, \quad r = 0.001,$$

$$(6.8) \quad \text{et } V_{syn} = 2, \quad \lambda = 10, \quad \Theta_{syn} = -0.25$$

Nous nous intéressons donc aux synapses électriques et aux synapses chimiques rapides excitatrices.

## 6.2 Réseau complet

Sur la figure 6.3, on peut voir des graphes complets de 2 à 10 sommets, ainsi qu'un graphe complet à 40 sommets. Chaque sommet est donc connecté à tous les autres sommets.

### 6.2.1 Neurones identiques

#### Couplage linéaire

Dans cette partie, nous étudions numériquement le comportement de neurones (6.2) couplés par une fonction linéaire modélisant une synapse électrique. Rappelons qu'un réseau complet de  $n$  neurones connectés par des synapses électriques peut être modélisé par le système suivant,

$$\begin{cases} \dot{x}_i &= ax_i^2 - x_i^3 + y_i - z_i - \epsilon_n \sum_{j=1}^n c_{ij}(x_i - x_j), \quad i \neq j, \quad i = 1, \dots, n, \quad j = 1, \dots, n \\ \dot{y}_i &= (a + \alpha)x_i^2 - y_i \\ \dot{z}_i &= r(sx_i + c - z_i) \end{cases}$$

où  $\epsilon_n$  est la force de couplage et la matrice  $C = (c_{ij})$  est la matrice de couplage. Détaillons ce système dans le cas d'un couplage linéaire de 2 neurones. Dans ce cas, le graphe représentant ce réseau est le premier de la figure 6.3. La matrice de connectivité est donnée par,

$$C_2 = \mathbf{1}_2 - Id_2 = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

et on obtient ainsi le système de dimension 6 suivant,

$$(6.9) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 &= ax_1^2 - x_1^3 + y_1 - z_1 - \epsilon_2(x_1 - x_2) \\ \dot{y}_1 &= (a + \alpha)x_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 &= r(sx_1 + c - z_1) \\ \dot{x}_2 &= ax_2^2 - x_2^3 + y_2 - z_2 - \epsilon_2(x_2 - x_1) \\ \dot{y}_2 &= (a + \alpha)x_2^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 &= r(sx_2 + c - z_2) \end{cases}$$

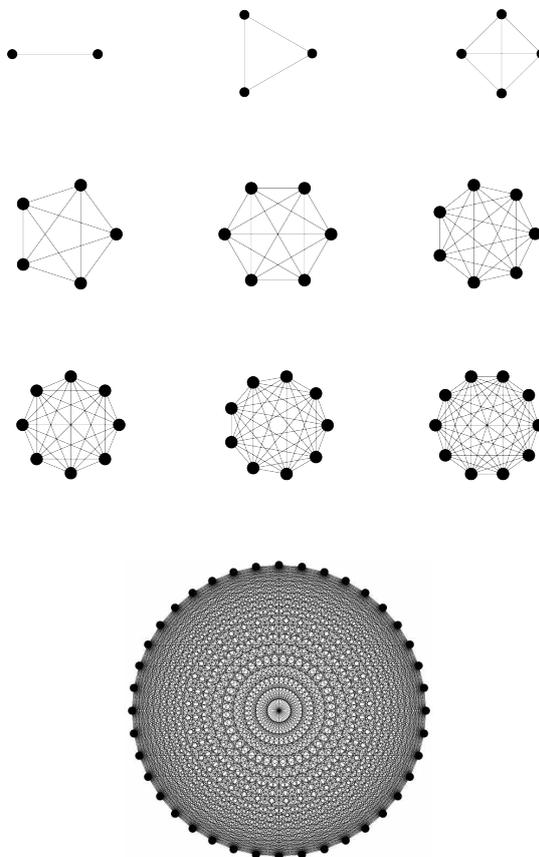


FIG. 6.3: Graphes complets de 2 à 10 noeuds et graphe complet de 40 noeuds. Dans notre étude, chaque sommet représente un neurone modélisé par un système de 3 équations différentielles ordinaires (Hindmarsh-Rose) et chaque arête représente une connexion synaptique modélisée par une fonction de couplage.

Remarquons que si deux neurones couplés linéairement synchronisent, cela ne modifie pas la dynamique individuelle. En effet si  $x_1$  et  $x_2$  synchronisent, alors  $x_1 = x_2$  et donc  $\epsilon(x_1 - x_2) = 0$  et on retombe sur le système sans couplage.

Nous nous sommes intéressés à la valeur de la force de couplage minimale  $\epsilon_n$  nécessaire pour observer un phénomène de synchronisation entre  $n$  sous-systèmes modélisant le fonctionnement d'un neurone. Ainsi, dans le cas de 2 neurones couplés linéairement, on constate que, pour une force de couplage supérieure ou égale à  $\epsilon^* = \epsilon_2 = 0.381$ , ces deux neurones ont un comportement synchrone. En procédant de même pour des réseaux complets de neurones identiques couplés linéairement, on obtient les valeurs de couplages reportées dans le tableau 6.1.

$n$		2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\epsilon_n$		0.381	0.254	0.191	0.153	0.126	0.109	0.096	0.084	0.078
$n$	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
$\epsilon_n$	0.071	0.063	0.060	0.055	0.051	0.048	0.044	0.042	0.040	0.038
$n$	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
$\epsilon_n$	0.036	0.035	0.033	0.032	0.031	0.029	0.028	0.027	0.026	0.026
$n$	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
$\epsilon_n$	0.025	0.024	0.023	0.023	0.022	0.021	0.020	0.020	0.019	0.018

Tab. 6.1: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre  $n$  neurones couplés linéairement.

Grâce à ces expérimentations numériques, on constate que la force de couplage nécessaire pour observer la synchronisation de  $n$  neurones dépend à la fois du nombre de neurones et de la force de couplage de 2 neurones. En effet, les points de la figure 6.4(a) représentent la force de couplage de synchronisation en fonction du nombre de neurones dans le réseau complet couplé linéairement et la figure 6.4(b) présente ces mêmes points ainsi que la courbe représentative de,

$$\epsilon_n = \frac{2\epsilon^*}{n}$$

où  $\epsilon^* = \epsilon_2$  est la force de couplage qui permet d'avoir la synchronisation de deux neurones couplés bidirectionnellement par une fonction de couplage linéaire. Ainsi, la force de couplage nécessaire pour obtenir la synchronisation de  $n$  suit cette loi.

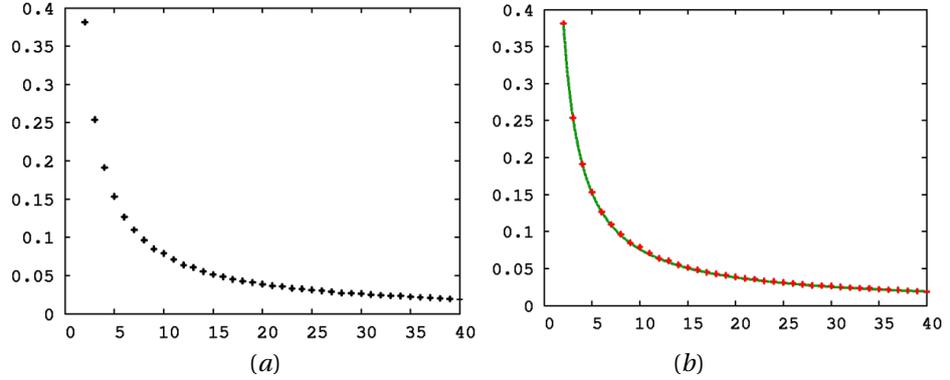


FIG. 6.4: Sur la figure (a), on peut voir l'évolution de la force de couplage  $\epsilon_n$  pour laquelle la synchronisation de  $n$  neurones a lieu en fonction du nombre  $n$  de neurones couplés linéairement. La figure (b) permet de constater que cette évolution suit la loi  $\epsilon_n = \frac{2\epsilon^*}{n}$ .

### Couplage non-linéaire

Dans cette partie, nous étudions numériquement le comportement de neurones (6.2) couplés par une fonction non-linéaire modélisant une synapse chimique. Rappelons qu'un réseau complet de  $n$  neurones connectés par des synapses chimiques peut être modélisé par le système suivant,

$$\begin{cases} \dot{x}_i &= ax_i^2 - x_i^3 + y_i - z_i - (x_i - V_{syn})g_{syn} \sum_{j=1}^n c_{ij} \frac{1}{1 + \exp(-\lambda(x_j - \Theta_{syn}))} \\ \dot{y}_i &= (a + \alpha)x_i^2 - y_i \\ \dot{z}_i &= r(sx_i + c - z_i) \end{cases}$$

Les différents paramètres ont été présentés précédemment. Détaillons le cas d'un réseau de 2 neurones,

$$(6.10) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 &= ax_1^2 - x_1^3 + y_1 - z_1 - (x_1 - V_{syn})g_{syn} \frac{1}{1 + \exp(-\lambda(x_2 - \Theta_{syn}))} \\ \dot{y}_1 &= (a + \alpha)x_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 &= r(sx_1 + c - z_1) \\ \dot{x}_2 &= ax_2^2 - x_2^3 + y_2 - z_2 - (x_2 - V_{syn})g_{syn} \frac{1}{1 + \exp(-\lambda(x_1 - \Theta_{syn}))} \\ \dot{y}_2 &= (a + \alpha)x_2^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 &= r(sx_2 + c - z_2) \end{cases}$$

Pour plus de neurones, on peut représenter les deux premiers neurones  $(x_1, y_1, z_1)$  et  $(x_2, y_2, z_2)$  comme suit,

$$(6.11) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 &= ax_1^2 - x_1^3 + y_1 - z_1 - (x_1 - V_{syn})g_{syn} \sum_{j=1}^n c_{1j} \Gamma(x_j) \\ \dot{y}_1 &= (a + \alpha)x_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 &= r(sx_1 + c - z_1) \end{cases}$$

$$(6.12) \quad \begin{cases} \dot{x}_2 &= ax_2^2 - x_2^3 + y_2 - z_2 - (x_2 - V_{syn})g_{syn} \sum_{j=1}^n c_{2j} \Gamma(x_j) \\ \dot{y}_2 &= (a + \alpha)x_2^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 &= r(sx_2 + c - z_2) \end{cases}$$

Remarquons que si ces deux neurones synchronisent, alors  $x_1 = x_2 = x$  et on peut représenter la dynamique de ces deux neurones par,

$$(6.13) \quad \begin{cases} \dot{x} &= ax^2 - x^3 + y - z - (x - V_{syn})g_{syn} \sum_{j=1}^n c_{ij} \Gamma(x) \\ \dot{y} &= (a + \alpha)x^2 - y \\ \dot{z} &= r(sx + c - z) \end{cases}$$

Afin de pouvoir écrire cela, il faut que  $\sum_{j=1}^n c_{ij} = k$ ,  $i = 1, 2$ , c'est à dire que tous les neurones aient le même nombre d'entrées (la somme des éléments des lignes de la matrice de connectivité sont égales). Cette condition est donc nécessaire pour obtenir de la synchronisation dans le cas de couplage non-linéaire.

De la même façon que dans le cas du couplage linéaire, on s'intéresse ici à la force de couplage  $g_{syn}^{(n)}$  minimale nécessaire pour observer un phénomène de synchronisation de  $n$  neurones. Numériquement, on trouve les valeurs présentées dans le tableau 6.2.

$n$		2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\varepsilon_n$		1.251	0.626	0.427	0.320	0.256	0.213	0.183	0.160	0.142
$n$	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
$\varepsilon_n$	0.128	0.116	0.107	0.098	0.091	0.085	0.080	0.075	0.071	0.067
$n$	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
$\varepsilon_n$	0.064	0.061	0.058	0.055	0.053	0.051	0.049	0.047	0.045	0.044
$n$	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
$\varepsilon_n$	0.042	0.041	0.040	0.038	0.037	0.036	0.035	0.034	0.033	0.032

TABLEAU 6.2: Tableau donnant les forces de couplages minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre  $n$  neurones couplés non-linéairement.

Ainsi, les points de la figure 6.5(a) présentent la force de couplage en fonction du nombre de neurones dans le réseau complet et la figure (b) présente ces mêmes points ainsi que la courbe représentative de la loi qui dépend à la fois du degré  $d$  des sommets du graphes, c'est-à-dire dans le cas de graphes complets, du nombre  $n$  de neurones dans le réseau et de la force de couplage pour 2 neurones,

$$g_{syn}^{(n)} = \frac{g_{syn}^*}{n-1} = \frac{g_{syn}^*}{d}$$

où  $g_{syn}^* = g_{syn}^{(2)}$  est la force de couplage nécessaire pour faire synchroniser deux neurones couplés bidirectionnellement par une fonction de couplage non-linéaire. On retrouve donc ainsi la loi présentée dans [9].

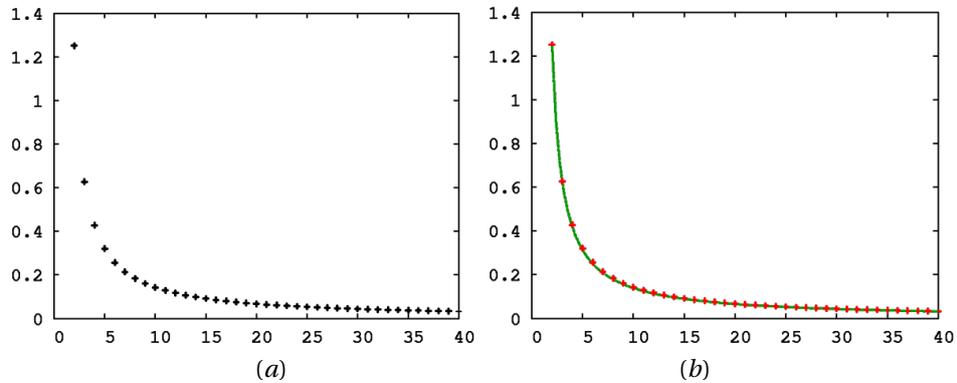


FIG. 6.5: Sur la figure (a), on peut voir l'évolution de la force de couplage  $g_{syn}^{(n)}$  pour laquelle la synchronisation de  $n$  neurones a lieu en fonction du nombre  $n$  de neurones couplés non-linéairement. La figure (b) permet de constater que cette évolution suit la loi  $g_{syn}^{(n)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$

L'étude de ces réseaux complets de neurones identiques amène à s'interroger sur l'influence de petites variations de paramètres sur la force de couplage à appliquer pour observer un phénomène de synchronisation. C'est sur cette question que porte la partie suivante.

### 6.2.2 Neurones non identiques

Dans cette partie, nous nous sommes intéressés au cas de neurones non identiques. Pour cela, la valeur de chaque paramètre  $a$ ,  $\alpha$ ,  $r$ ,  $s$  et  $c$  donnée dans (6.7) est multipliée dans un premier temps par un nombre choisi aléatoirement dans l'intervalle  $[1 - 10^{-4}, 1 + 10^{-4}]$ . Cela permet de coupler des neurones légèrement différents les uns des autres.

### Couplage linéaire

Dans un premier temps, nous nous plaçons dans le cas de synapses électriques et nous utilisons donc une fonction de couplage linéaire pour coupler les neurones dont les paramètres sont légèrement modifiés. Nous regardons la force de couplage nécessaire pour que les  $n$  neurones synchronisent. Nous obtenons les résultats présentés dans le tableau 6.3, représentés dans la figure 6.6. Ainsi, on reconnaît la loi observée précédemment dans le cas de neurones identiques,

$$\epsilon_n = \frac{2\epsilon^*}{n}$$

$n$		2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\epsilon_n$		0.389	0.261	0.192	0.159	0.133	0.116	0.101	0.089	0.080
$n$	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
$\epsilon_n$	0.074	0.068	0.062	0.058	0.054	0.051	0.048	0.045	0.044	0.041
$n$	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
$\epsilon_n$	0.039	0.037	0.036	0.034	0.032	0.031	0.029	0.029	0.028	0.027
$n$	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
$\epsilon_n$	0.026	0.026	0.025	0.024	0.023	0.022	0.022	0.021	0.020	0.020

TAB. 6.3: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre  $n$  neurones légèrement différents les uns des autres couplés linéairement.

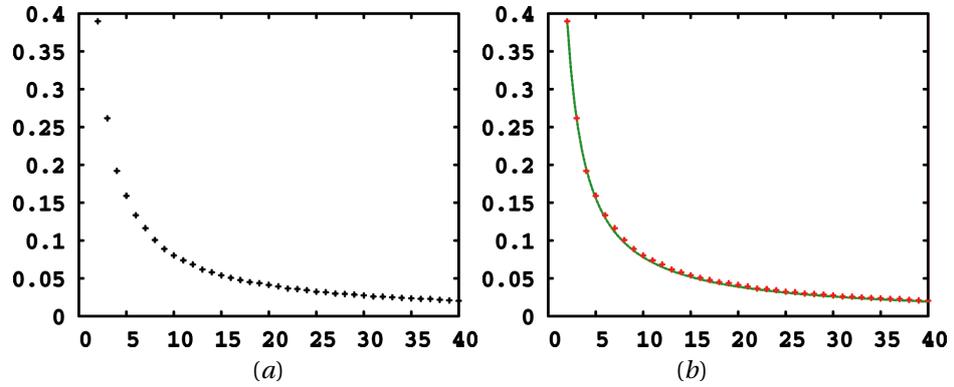


FIG. 6.6: Sur la figure (a), on peut voir l'évolution, dans le cas où tous les paramètres sont légèrement différents d'un neurone à l'autre, de la force de couplage  $\epsilon_n$  pour laquelle la synchronisation de  $n$  neurones a lieu en fonction du nombre  $n$  de neurones couplés. Sur la figure (b), on constate que cette évolution suit la même loi que dans le cas de neurones identiques  $\epsilon_n = \frac{2\epsilon^*}{n}$ .

### Couplage non-linéaire

Nous nous plaçons maintenant dans le cas de neurones couplés par des synapses chimiques et nous utilisons donc une fonction de couplage non-linéaire. Nous regardons ensuite la force de couplage nécessaire pour que les  $n$  neurones synchronisent, sachant que les paramètres d'un neurone à l'autre ont des valeurs légèrement différentes. Nous obtenons les résultats présentés dans le tableau 6.4, représentés dans la figure 6.7. Ainsi, on reconnaît la loi observée précédemment dans le cas de neurones identiques,

$$g_{syn}^{(n)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$$

$n$		2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\varepsilon_n$		1.247	0.641	0.428	0.353	0.285	0.221	0.213	0.195	0.168
$n$	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
$\varepsilon_n$	0.146	0.141	0.124	0.119	0.109	0.101	0.094	0.088	0.086	0.084
$n$	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
$\varepsilon_n$	0.078	0.075	0.071	0.067	0.065	0.063	0.059	0.057	0.055	0.054
$n$	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
$\varepsilon_n$	0.051	0.050	0.048	0.047	0.045	0.044	0.043	0.042	0.041	0.039

TABLE 6.4: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre  $n$  neurones légèrement différents les uns des autres couplés non-linéairement.

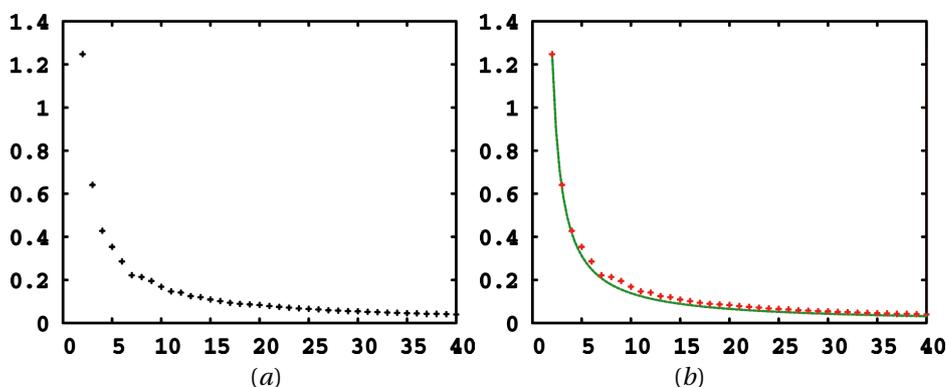


FIG. 6.7: Sur la figure (a), nous observons l'évolution de la force de couplage  $g_{syn}^{(n)}$  pour laquelle la synchronisation de  $n$  neurones a lieu en fonction du degré  $d$  de chaque neurone dans le cas où tous les paramètres des neurones sont légèrement différents d'un neurone à l'autre. Sur la figure (b), on constate que cette évolution suit la loi  $g_{syn}^{(n)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$ .

Ainsi, nous avons pu constater que la loi décrivant l'évolution de la force de couplage en fonction du nombre de neurone couplés est la même dans le cas où tous les neurones sont identiques et dans le cas où tous les paramètres subissent une perturbation de l'ordre de  $10^{-4}$ .

Cependant, on peut remarquer que toute la courbe d'évolution de la force de couplage dans le cas de neurones différents est légèrement supérieure à celle du cas de neurones identiques, comme on peut le voir sur la figure 6.8.

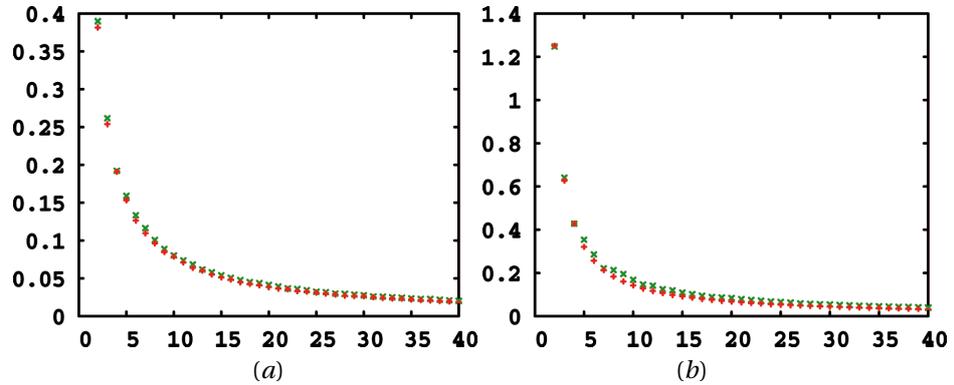


FIG. 6.8: (a) Force de couplage  $\epsilon_n$  pour laquelle la synchronisation de  $n$  neurones couplés linéairement a lieu en fonction du nombre  $n$  de neurones couplés, en rouge dans le cas de neurones identiques, et en vert dans le cas de neurones dont les paramètres sont légèrement différents d'un neurone à l'autre. (b) Force de couplage  $g_{syn}^{(n)}$  pour laquelle la synchronisation de  $n$  neurones couplés non-linéairement a lieu en fonction du nombre  $n$  de neurones couplés, en rouge dans le cas de neurones identiques, et en vert dans le cas de neurones dont les paramètres sont légèrement différents d'un neurone à l'autre.

Plaçons-nous maintenant dans le cas où la différence entre les neurones est plus importante. On suppose donc maintenant que la valeur de chaque paramètre  $a$ ,  $\alpha$ ,  $r$ ,  $s$  et  $c$  donnée dans (6.7) est multipliée par un nombre choisi aléatoirement dans l'intervalle  $[1 - 10^{-3}, 1 + 10^{-3}]$ . Dans ce cas, on peut de la même façon que précédemment tracer l'évolution de la force de couplage en fonction du nombre de neurone, mais aucune loi ne semble ne dégager de cette évolution, comme on peut le voir figure 6.9.

Ainsi, si tous les neurones d'un réseaux ont des paramètres très légèrement différents, cela n'affecte pas la valeur de la force de couplage à appliquer pour obtenir la synchronisation complète et les lois observées précédemment persistent. Cependant, au delà d'un certain seuil de perturbation des paramètres, ces lois ne sont plus retrouvées.

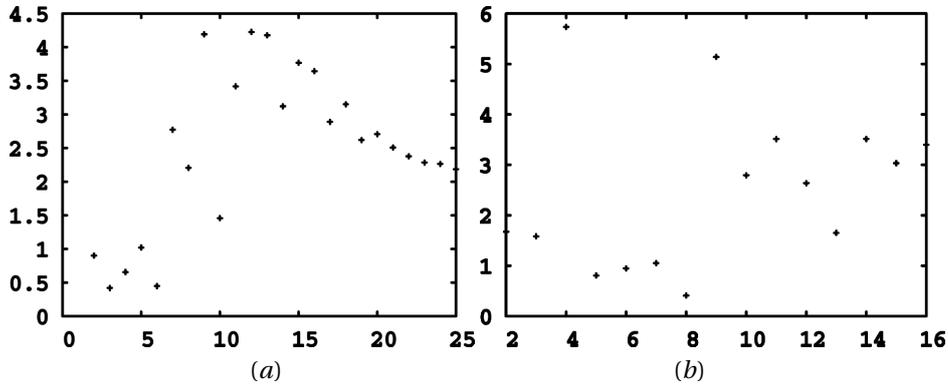


FIG. 6.9: Sur la figure (a), nous observons la force de couplage  $\epsilon_n$  pour laquelle la synchronisation de  $n$  neurones couplés linéairement a lieu en fonction du nombre  $n$  de neurones couplés dans le cas où tous les paramètres des neurones sont différents de l'ordre de  $10^{-3}$  d'un neurone à l'autre. (b) Force de couplage  $g_{syn}^{(n)}$  pour laquelle la synchronisation de  $n$  neurones couplés non-linéairement a lieu en fonction du nombre  $n$  de neurones couplés dans le cas où tous les paramètres des neurones sont différents de l'ordre de  $10^{-3}$  d'un neurone à l'autre.

### 6.3 Différentes topologies de réseaux

Dans cette partie, nous nous intéressons à des réseaux de différentes topologies, dans le cas où le couplage bidirectionnel et unidirectionnel, pour des fonctions de couplage linéaires et non-linéaires. Comme précédemment, nous regardons l'évolution de la force de couplage nécessaire à la synchronisation de  $n$  neurones.

#### 6.3.1 Couplage bidirectionnel

Dans un premier temps, le cas de structures annulaires, aussi appelée "ring", est étudié. Dans de telles structures chaque noeud est connecté à ses deux plus proches voisins. Chaque neurone est donc couplé à exactement deux autres neurones. Ainsi, la condition nécessaire à l'obtention du phénomène de synchronisation dans le cas d'un couplage non-linéaire évoquée dans la partie précédente, qui impose à chaque noeud du graphe d'être de même degré, est bien vérifiée. La figure 6.10 présente des réseaux de structure en anneau de différentes tailles. Nous nous intéressons aux conséquences de l'ajout de noeuds sur la force de couplage.

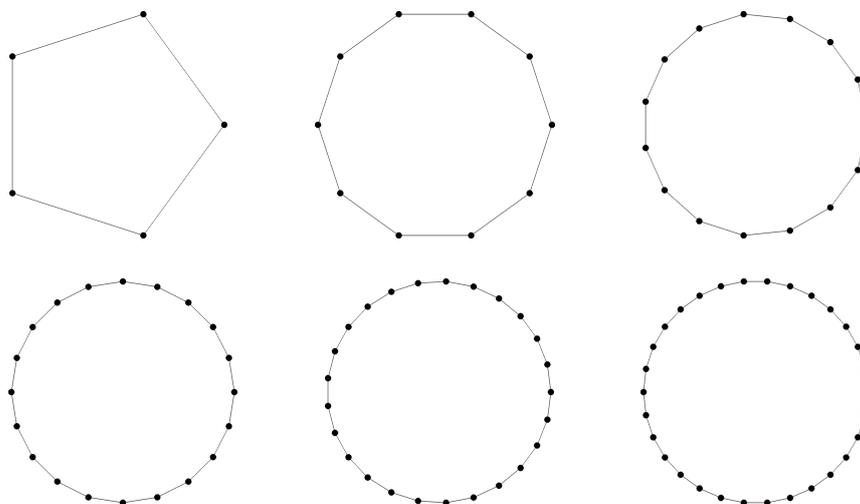


FIG. 6.10: Réseaux de topologie de type "anneau" composés de 5, 10, 15, 20, 25 et 30 neurones, chacun étant couplé à ses deux plus proches voisins.

Dans un premier temps, le cas du couplage linéaire est étudié.

### Couplage linéaire

Lorsque  $n$  neurones sont connectés en anneau, chacun n'est connecté qu'à deux de ses voisins. On suppose dans un premier temps que le couplage est linéaire et nous regardons l'évolution de la force de couplage nécessaire pour obtenir la synchronisation des  $n$  neurones lorsque le nombre de neurones au sein du réseau augmente. Les résultats sont reportés dans le tableau 6.5. La figure 6.11 montre les valeurs de couplage en fonction du nombre de noeuds au sein du réseau ainsi que la courbe représentative de la fonction

$$\epsilon_n = \frac{\epsilon^*}{20} n^2$$

La force de couplage de synchronisation suit donc la loi donnée par cette fonction.

$n$	4	5	6	7	8	9	10	11	12
$g_n$	0.373	0.540	0.742	0.991	1.270	1.575	1.937	2.333	2.772
$n$	13	14	15	16	17	18	19	20	21
$g_n$	3.190	3.735	4.278	4.782	5.449	6.148	6.820	7.575	8.318
$n$	22	23	24	25	26	27	28	29	30
$g_n$	9.138	9.941	10.776	11.752	12.715	13.656	14.649	15.680	16.887

TABLE. 6.5: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre  $n$  neurones couplés mutuellement et linéairement à leurs deux plus proches voisins uniquement (topologie anneau).

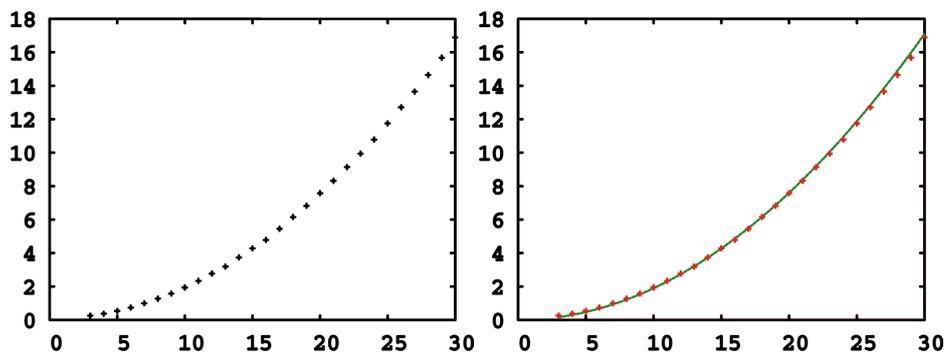


FIG. 6.11: Chaque point représente la force de couplage nécessaire pour faire synchroniser le nombre de neurones représenté sur l'axe des abscisses. Ces neurones sont couplés linéairement dans une structure en anneau. Cette force de couplage suit la loi  $\epsilon_n = 0.0187752n^2$ .

### Couplage non-linéaire

Dans le cas où les fonctions de couplage sont non-linéaires, la force de couplage nécessaire pour obtenir la synchronisation de tous les noeuds est donnée dans le tableau 6.6. On peut retrouver ces résultats sur la figure 6.12, sur laquelle il apparaît clairement que quelque soit le nombre de neurones au sein du réseau, si la structure du réseau est en anneau, alors la force de couplage pour obtenir la synchronisation de tous les neurones reste constante.

$n$	4	5	6	7	8	9	10	11	12
$g_n$	0.646	0.644	0.642	0.646	0.644	0.645	0.646	0.644	0.647
$n$	13	14	15	16	17	18	19	20	21
$g_n$	0.645	0.645	0.646	0.648	0.648	0.649	0.651	0.649	0.645
$n$	22	23	24	25	26	27	28	29	30
$g_n$	0.648	0.647	0.648	0.647	0.649	0.647	0.647	0.647	0.648

TABLEAU 6.6: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre  $n$  neurones couplés non-linéairement chacun à leurs deux plus proches voisins uniquement (topologie anneau).

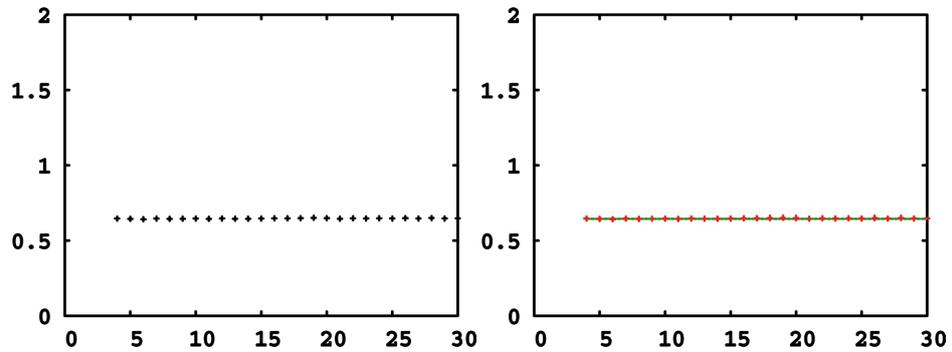


FIG. 6.12: Chaque point représente la force de couplage nécessaire pour faire synchroniser le nombre de neurones représenté sur l'axe des abscisses. Ces neurones sont couplés non-linéairement dans une structure en anneau. Quelque soit le nombre de neurones composant le réseau, la force de couplage nécessaire pour observer un phénomène de synchronisation reste constante.

Dans la suite, nous nous intéressons à des réseaux dans lesquels, en partant de la topologie en anneau, le degré de chaque noeud du graphe est augmenté. Tous les noeuds du graphe restent de même degré. La figure 6.13 présente certains de ces réseaux dans le cas où le nombre de neurones est fixé à 20. Le degré de chaque noeud est ensuite augmenté de 2 sur chacune des figures, jusqu'à atteindre 18 connections. Ce sont donc des réseaux réguliers qui généralisent le cas des anneaux. Dans ces réseaux, chaque sommet est connecté à ses  $k$  ( $k \in \mathbb{N}$ ,  $k < n/2$ ) plus proches voisins de gauche et à ses  $k$  plus proches voisins de droite. Ainsi, chaque noeud est de degré  $2k$ .

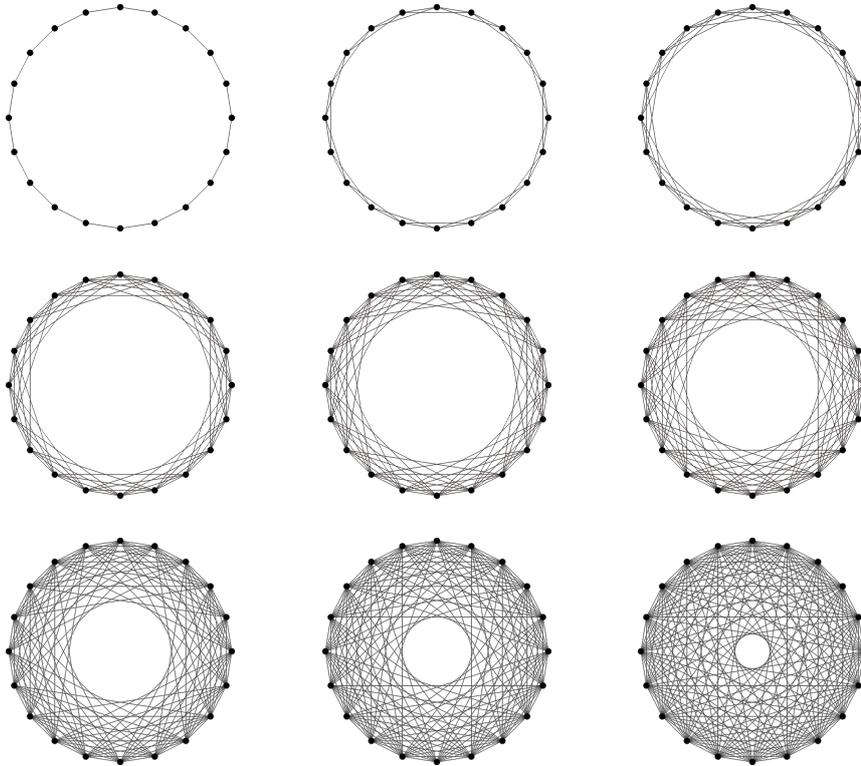


FIG. 6.13: Réseau composé de 20 neurones, chacun ayant le même nombre de connections aux autres. Ces figures présentent les cas où, pour un nombre de neurones fixé (20), le degré de chacun d'eux augmente de 2 à 18.

Comme précédemment, nous nous intéressons dans un premier temps au cas du couplage linéaire et dans un second temps au cas du couplage non-linéaire.

### Couplage linéaire

Nous nous plaçons dans le cas d'un réseau de 20 neurones couplés linéairement. La topologie de ce réseau est donnée en fonction du degré de chaque noeud. Soit  $d$  le degré des noeuds et  $\epsilon_d$  la force de couplage nécessaire pour faire synchroniser des neurones de degrés  $d$ . Ainsi, en fonction de ce degré, la force de couplage nécessaire à la synchronisation évolue comme présenté dans le tableau 6.7. Ces résultats sont reportés ensuite sur la figure 6.14 sur laquelle on trouve également la courbe représentative de la fonction

$$\epsilon_d = \frac{26.5065}{d^3} + \frac{17.0655}{d^2}$$

La force de couplage suit donc la loi donnée par cette fonction en fonction du degré des noeuds du réseau.

$d$	2	4	6	8	10	12	14	16	18
$\epsilon_d$	7.575	1.537	0.568	0.276	0.158	0.102	0.070	0.053	0.041

TAB. 6.7: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre 20 neurones couplés à 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16 et 18 de ses voisins dans le cas d'un couplage mutuel linéaire.

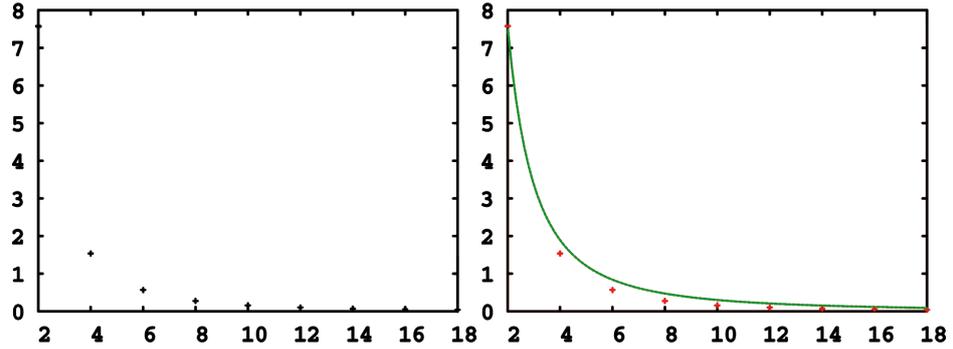


FIG. 6.14: Chaque point représente la force de couplage nécessaire pour faire synchroniser le nombre de neurones représenté sur l'axe des abscisses. Ces neurones sont couplés linéairement dans une structure dans laquelle le degré des noeuds augmente. La force de couplage suit la loi  $\epsilon_d = \frac{26.5065}{d^3} + \frac{17.0655}{d^2}$ .

### Couplage non-linéaire

Dans le cas où les fonctions de couplage sont non-linéaires, on notera  $d$  le degré des noeuds et  $g_{syn}^{(d)}$  la force de couplage nécessaire pour faire synchroniser les neurones de degré  $d$ . L'observation du phénomène de synchronisation permet d'obtenir la force de couplage nécessaire pour obtenir la synchronisation des neurones et on obtient les résultats reportés dans le tableau 6.8. Ces résultats sont tracés sur la figure 6.15. Alors la force de couplage suit la loi suivant,

$$g_{syn}^{(d)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$$

$d$	2	4	6	8	10	12	14	16	18
$g_{syn}^{(d)}$	0.650	0.322	0.214	0.161	0.128	0.106	0.090	0.080	0.069

TAB. 6.8: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre 20 neurones couplés à 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16 et 18 de ses voisins dans le cas d'un couplage mutuel non-linéaire.

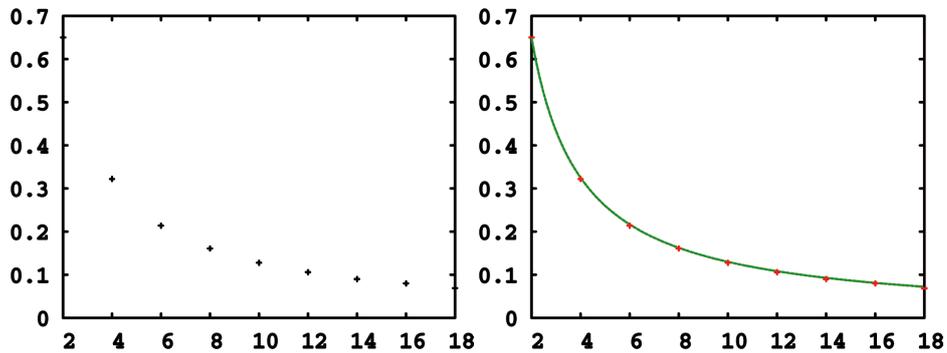


FIG. 6.15: Forces de couplage nécessaire pour obtenir la synchronisation lorsque 20 neurones de Hindmarsh-Rose sont couplés non-linéairement les uns aux autres en fonction du nombre degré de chaque neurone, i.e. en fonction du nombre de neurones auquel chaque neurone est connecté. On remarque que cette force de couplage suit la loi  $g_{deg} = \frac{g_{syn}^*}{d}$ , qui ne dépend que de la force de couplage lorsque la topologie du graphe est l'anneau et du degré de chaque noeud.

### 6.3.2 Couplage unidirectionnel

Dans le cas d'un couplage unidirectionnel, les topologies en anneau (figure 6.16) et les graphes dont on augmente le degré de chaque noeud (figure 6.17) sont également étudiés.

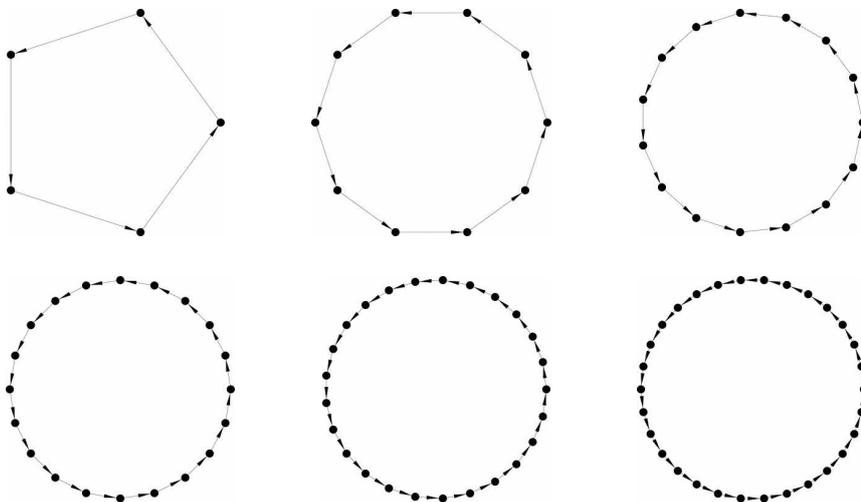


FIG. 6.16: Réseaux de topologie de type "anneau" orientés composés de 5, 10, 15, 20, 25 et 30 neurones, chacun étant couplé à un de ses plus proches voisins.

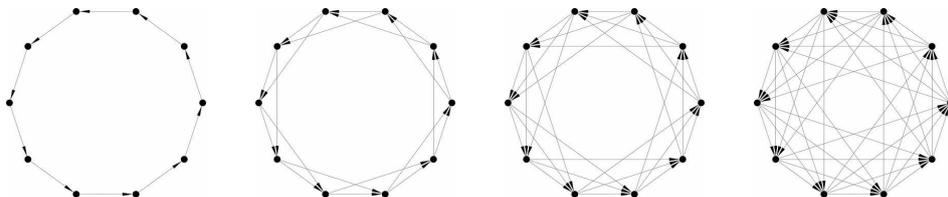


FIG. 6.17: Réseaux orientés composés de 10 neurones, chacun de degré entrant 1, 2, 3 et 4.

Comme précédemment, nous nous intéressons à la fois au couplage linéaire et non-linéaire.

### Couplage linéaire

Lorsque le couplage est linéaire, l'ajout de noeuds dans un graphe de structure annulaire entraîne une évolution de la force de couplage de synchronisation comme présentée dans le tableau 6.9. Ces résultats sont ensuite reportés sur la figure 6.18 sur laquelle nous pouvons constater que la force de couplage suit la loi,

$$\epsilon_n = \epsilon^* n$$

$n$	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
$g_n$	0.498	0.753	1.056	1.396	1.787	2.228	2.553	3.021	3.465	3.980
$n$	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
$g_n$	4.400	4.949	5.318	5.680	6.146	6.505	7.086	7.487	8.010	8.418
$n$	23	24	25	26	27	28	29	30		
$g_n$	8.820	9.161	9.644	10.170	10.809	11.362	11.734	12.194		

TAB. 6.9: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre  $n$  neurones Hindmarsh-Rose (6.2) couplés linéairement chacun à un unique voisin (topologie anneau orienté).

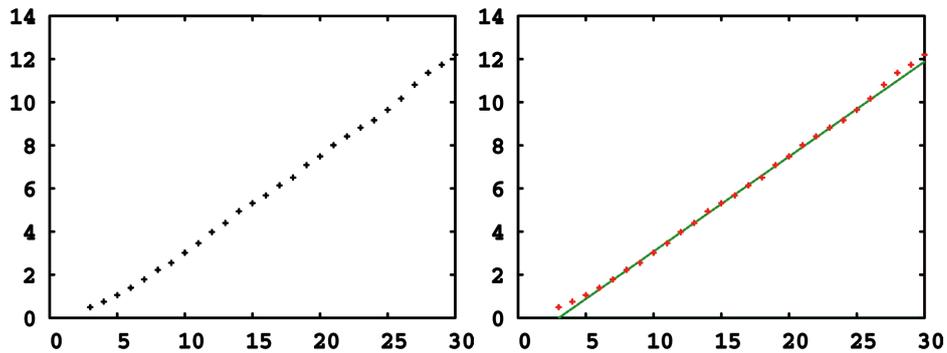


FIG. 6.18: Lorsque le nombre de neurones connectés linéairement au sein du réseau en anneau orienté augmente, la force de couplage pour obtenir la synchronisation de tous les neurones suit la loi  $\epsilon_n = \epsilon^* n$ .

Par ailleurs, lorsque le couplage est linéaire, l'ajout d'arête entre les noeuds et par conséquent l'augmentation du degré de chaque noeud pour une taille de réseau constante entraîne une évolution de la force de couplage de synchronisation comme présenté dans le tableau 6.12. Ces résultats sont reportés sur la figure 6.19, sur laquelle nous pouvons constater que la force de couplage de synchronisation suit la loi,

$$\epsilon_d = \frac{n\epsilon^*}{d^2}$$

$d$	1	2	3	4	5	6	7	8	9
$\epsilon_d$	7.487	2.207	0.961	0.511	0.310	0.202	0.142	0.105	0.084

TAB. 6.10: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre 10 neurones Hindmarsh-Rose (6.2) couplés à 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 et 9 de ses voisins. Les connexions sont unidirectionnelles et non-linéaires.

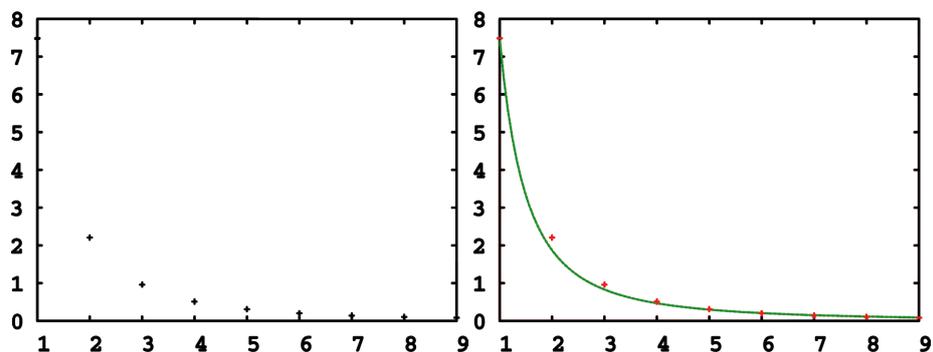


FIG. 6.19: La force de couplage nécessaire à la synchronisation évolue en fonction du degré des noeuds en suivant la loi  $\epsilon_d = \frac{n\epsilon^*}{d^2}$ .

### Couplage non-linéaire

Lorsque  $n$  neurones sont connectés en anneau orienté par des fonctions de couplages non-linéaires, la force de couplage nécessaire pour faire synchroniser ces neurones reste constante. En effet, comme dans le cas bidirectionnel, l'ajout de noeuds dans l'anneau ne modifie pas la force à appliquer pour obtenir la synchronisation de tous les neurones. Ce résultat est reporté dans le tableau 6.11 ainsi que sur la figure 6.20.

$n$	4	5	6	7	8	9	10	11	12
$g_n$	1.293	1.296	1.296	1.297	1.295	1.295	1.295	1.295	1.300
$n$	13	14	15	16	17	18	19	20	21
$g_n$	1.297	1.296	1.296	1.299	1.301	1.301	1.300	1.302	1.304
$n$	22	23	24	25	26	27	28	29	30
$g_n$	1.305	1.306	1.304	1.307	1.308	1.309	1.307	1.310	1.306

TAB. 6.11: Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre  $n$  neurones couplés non-linéairement chacun à un unique voisin (topologie anneau orienté).

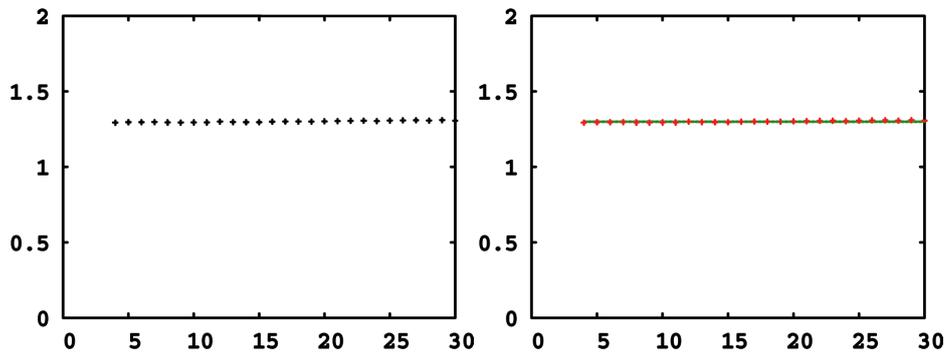


FIG. 6.20: *Quelle que soit le nombre de neurones connectés non-linéairement au sein du réseau en anneau orienté, la force de couplage pour obtenir la synchronisation de tous les neurones est constante.*

Dans le cas où le nombre de neurone est fixé à 10 avec le degré entrant des noeuds qui augmente, la force de couplage nécessaire à la synchronisation de tous les neurones évolue avec le degré des noeuds comme présenté dans le tableau 6.12 et la figure 6.21. Ainsi, la force de couplage de synchronisation dépend du degré des noeuds en suivant la loi

$$g_{syn}^{(d)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$$

$n$	1	2	3	4	5	6	7	8	9
$g_n$	1.304	3.646	0.428	0.318	0.248	0.208	0.177	0.157	0.142

TAB. 6.12: *Tableau donnant les forces de couplage minimales nécessaires afin d'observer un phénomène de synchronisation entre 10 neurones couplés à 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 et 9 de ses voisins. Les connexions sont unidirectionnelles et non-linéaires.*

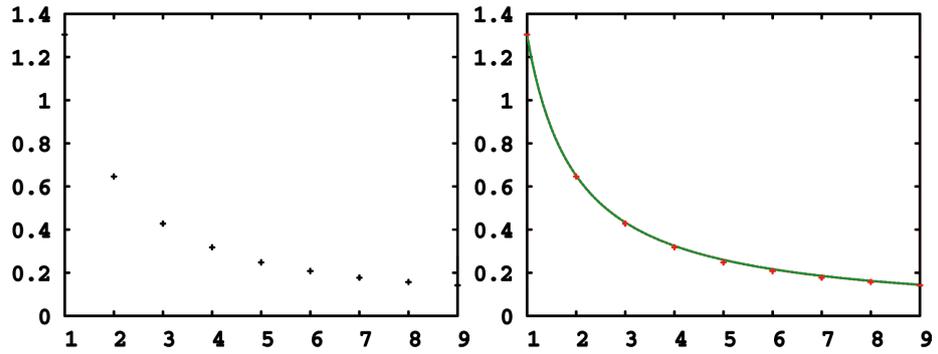


FIG. 6.21: La force de couplage nécessaire à la synchronisation évolue en fonction du degré des noeuds en suivant la loi  $g_{syn}^{(d)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$ .

Nous pouvons alors récapituler les lois obtenues dans ce chapitre dans le tableau suivant.

Couplage	Unidirectionnel		Bidirectionnel	
	linéaire	non-linéaire	linéaire	non-linéaire
Complet			$\epsilon_n = \frac{2\epsilon^*}{n}$	$g_{syn}^{(d)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$
Anneaux	$\epsilon_n = \epsilon^* n$	$g_{syn}^{(d)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$	$\epsilon_n = \frac{\epsilon^*}{20} n^2$	$g_{syn}^{(d)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$
Réguliers	$\epsilon_d = \frac{n\epsilon^*}{d^2}$	$g_{syn}^{(d)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$	$\epsilon_d = \frac{26.5}{d^3} + \frac{17.6}{d^2}$	$g_{syn}^{(d)} = \frac{g_{syn}^*}{d}$

Ainsi, l'étude de la synchronisation complète de neurones identiques au sein de réseaux de différentes topologies et pour différentes fonctions de couplage a permis de mettre en évidence certaines propriétés. Ces propriétés donnent la force de couplage minimale pour obtenir un phénomène de synchronisation complète d'un réseau en fonction du nombre de neurones dans ce réseau, du degré des noeuds ou de la force de couplage nécessaire pour synchroniser deux neurones couplés bidirectionnellement. Trois types de réseaux ont été présentés : les réseaux complets dans lesquels tous les neurones sont couplés entre eux, les réseaux en anneaux dans lesquels chaque neurone est couplé à ses

deux plus proches voisins et enfin les réseaux dits réguliers, dans lesquels chaque noeud est relié à ses  $k$  plus proches voisins de droite et ses  $k$  plus proches voisins de gauche. Pour chacun de ces réseaux, le cas de connections par des synapses électriques, modélisées par des fonctions linéaires et le cas de connections par des synapses chimiques, modélisées par des fonctions non-linéaires sont étudiés. Ainsi, connaissant la structure topologique d'un réseau, le nombre de neurones qui le composent et le type de synapses qui les relient les uns aux autres, il est possible de connaître une force de couplage pour laquelle nous pourrions faire synchroniser ces neurones de façon complète.

Cependant, pour avoir lieu, cette synchronisation complète impose certaines particularités aux réseaux qui ne semblent que peu biologiquement réalistes. C'est principalement le cas dans les réseaux au sein desquels les neurones sont couplés par des fonctions non-linéaires. En effet, afin d'observer un phénomène de synchronisation complète dans ce type de réseau, il est nécessaire d'imposer à chacun des noeuds le même degré entrant, c'est-à-dire le même nombre de signaux provenant d'autres neurones. Cette condition semblant très forte, nous nous sommes intéressés, dans la suite, à un autre type de synchronisation, la *synchronisation de bursts*.



## SYNCHRONISATION DE BURSTS - *HR*

---

7.1	Introduction . . . . .	143
7.2	Motivations . . . . .	144
7.2.1	Bursting et couplage . . . . .	144
7.2.2	Observation de la synchronisation de bursts . . . . .	148
7.3	Détection et synchronisation des bursts . . . . .	156

---

### 7.1 Introduction

Dans le chapitre précédent, nous nous sommes intéressés à la synchronisation complète de systèmes de Hindmarsh-Rose et plus particulièrement à la force de couplage nécessaire pour que plusieurs systèmes aient le même comportement au même moment. Dans ce chapitre, c'est sur la *synchronisation de bursts* que nous nous concentrons. Il y a *synchronisation de bursts* lorsque les systèmes émettent le même nombre de bursts sur la plage de temps étudiée, tous les bursts débutant deux-à-deux au même moment. Ce type de synchronisation semble biologiquement plus réaliste car il ne prend en compte ni l'amplitude des spikes qui composent les bursts, ni la durée de ces bursts. Il est en effet biologiquement peu probable que deux neurones émettent des spikes et des bursts identiques. Par ailleurs, certaines conditions d'existence de la synchronisation complète, telle que le nombre d'entrées identique pour chacun de neurones, semblent trop restrictives et non biologiquement réalistes. Ces conditions n'étant pas nécessaires à l'apparition de la synchronisation de bursts, cela rend cette dernière d'autant plus in-

téressante.

Dans cette introduction, nous présentons différentes situations dans lesquelles la synchronisation complète n'a pas lieu tandis que la synchronisation de bursts apparaît. Les synapses chimiques étant très majoritaires dans le système nerveux, nous nous intéressons plus particulièrement à des réseaux dans lesquels les neurones sont couplés par des fonctions non-linéaires.

### 7.2 Motivations

Tout d'abord nous nous sommes intéressés aux conséquences du couplage sur le fonctionnement des neurones dans le cas unidirectionnel et bidirectionnel. Il apparaît que deux neurones identiques de Hindmarsh-Rose (6.2) présentant un phénomène de bursting conservent ce dernier après couplage unidirectionnel quelle que soit la force de couplage qui leur est appliquée tandis que ces deux mêmes neurones couplés bidirectionnellement perdent leur comportement de bursting pour certaines plages de valeurs de la force de couplage.

#### 7.2.1 Bursting et couplage

Nous nous intéressons dans un premier temps au couplage unidirectionnel de deux neurones de Hindmarsh-Rose (6.2). Leur comportement évolue en fonction de la force de couplage appliquée, mais reste de type bursting, comme on peut le voir sur la figure 7.1 qui présente des séries temporelles du neurone recevant le signal venant de l'autre neurone pour différentes forces de couplage. Ainsi, si deux neurones, émettant séparément des bursts, sont couplés unidirectionnellement par une fonction non-linéaire, ils continuent à en émettre quelque soit la force de couplage.

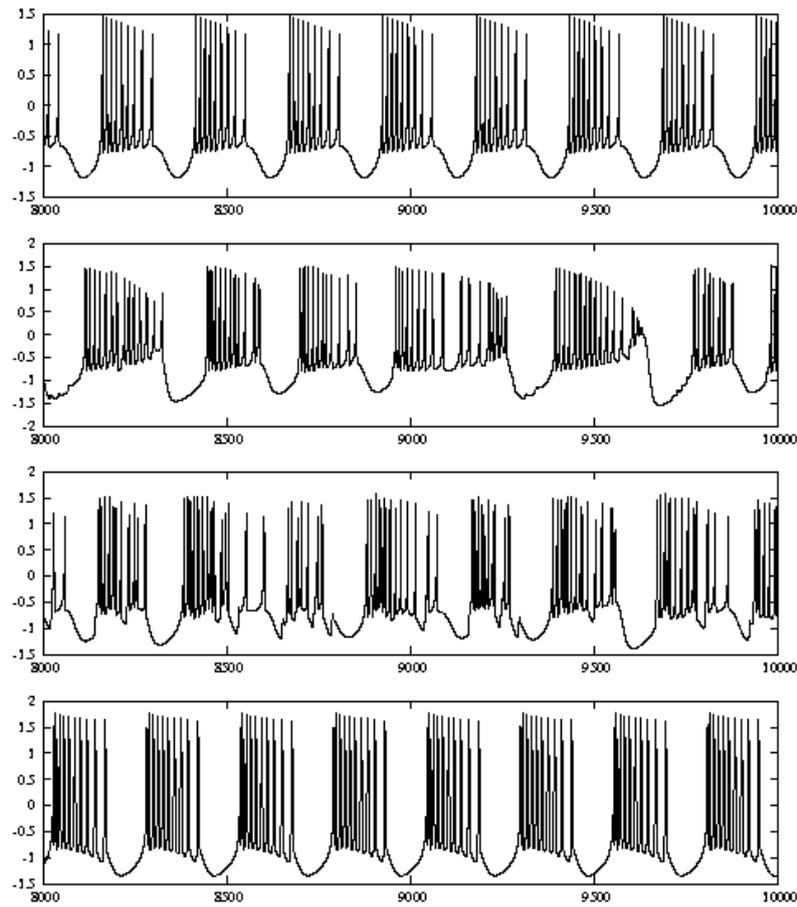


FIG. 7.1: *Séries temporelles d'un neurone (6.2) recevant un signal d'un autre neurone présentant des bursts pour les forces de couplage  $g_{syn} = 0$ ,  $g_{syn} = 0.11$ ,  $g_{syn} = 0.31$  et  $g_{syn} = 2.90$ . Bien que la valeur de la force de couplage influe sur le comportement de ce neurone, celui-ci reste de type bursting.*

Ensuite, nous nous intéressons à deux neurones identiques modélisés par (6.2) couplés bidirectionnellement. Partant de la situation où les deux neurones émettent séparément des bursts, comme on le voit sur la figure 7.2 ( $g_{syn} = 0$ ), on observe leur comportement lorsque la force de couplage entre ces deux neurones augmente. Pour une force de couplage appartenant à  $[0 : 0.45]$ , leur comportement reste de type bursting.

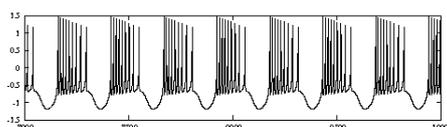


FIG. 7.2: Série temporelle  $(t, x_1)$  lorsque les neurones représentés par  $(x_1, y_1, z_1)$  et  $(x_2, y_2, z_2)$  ne sont pas couplés. Les deux neurones émettent des bursts réguliers.

Lorsque la force de couplage augmente, le comportement des neurones s'en voit fortement modifié. Ainsi, si la valeur de couplage appartient à l'intervalle  $[0.46 : 1.23]$ , le comportement d'un neurone passe progressivement du bursting au spiking comme on peut le voir sur la figure 7.3.

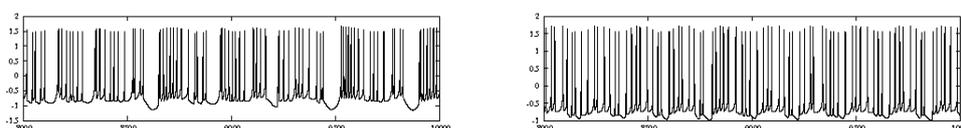


FIG. 7.3: Séries temporelles  $(t, x_1)$  suite au couplage bidirectionnel des neurones  $(x_1, y_1, z_1)$  et  $(x_2, y_2, z_2)$  par une fonction non-linéaire avec les forces de couplage  $g_{syn} = 0.50$  et  $g_{syn} = 1.10$ . On observe une transition progressive du comportement de bursting vers un comportement de spiking.

Pour une force de couplage dans l'intervalle  $[1.23 : 1.28]$ , les neurones produisent à nouveau des bursts comme on peut le voir sur la figure 7.4. Ce phénomène est aussi appelé *burst de spikes*.

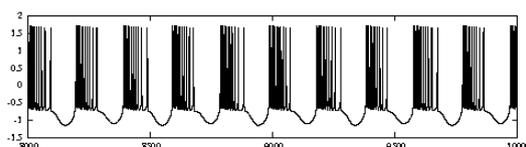


FIG. 7.4: Série temporelle  $(t, x_1)$  suite au couplage bidirectionnel des neurones  $(x_1, y_1, z_1)$  et  $(x_2, y_2, z_2)$  par une fonction non-linéaire avec une force de couplage  $g_{syn} = 1.26$ . Ce neurone émet à nouveau des bursts.

Lorsque cette force de couplage est comprise entre 1.29 et 1.90, les neurones se comportent comme on peut le voir sur la figure 7.5. Ce phénomène de poussées d'oscillations est parfois appelé *bursts d'oscillations*.

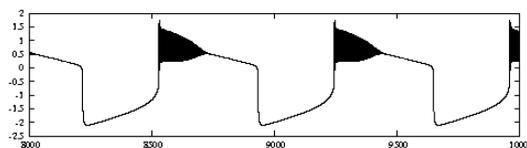


FIG. 7.5: *Bursts d'oscillations : série temporelle  $(t, x_1)$  suite au couplage bidirectionnel des neurones  $(x_1, y_1, z_1)$  et  $(x_2, y_2, z_2)$  par une fonction non-linéaire avec une force de couplage  $g_{syn} = 1.35$ .*

Pour  $g_{syn} \in [1.90 : 2.87]$ , on observe le comportement de la figure 7.6, dans lequel les oscillations au sein des bursts disparaissent progressivement.

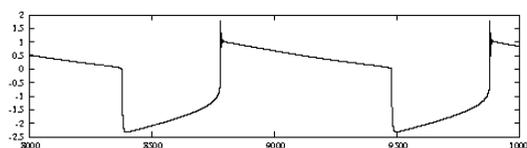


FIG. 7.6: *Les oscillations au sein des bursts disparaissent : série temporelle  $(t, x_1)$  suite au couplage bidirectionnel des neurones  $(x_1, y_1, z_1)$  et  $(x_2, y_2, z_2)$  par une fonction non-linéaire avec une force de couplage  $g_{syn} = 2.25$ .*

Enfin, au delà de  $g_{syn} = 2.88$ , on atteint un état d'équilibre, comme on le voit sur la figure 7.7,

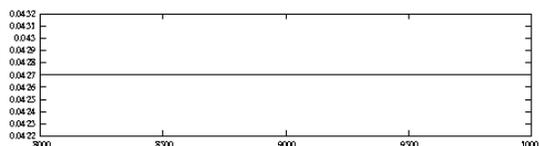


FIG. 7.7: *Série temporelle  $(t, x_1)$  suite au couplage bidirectionnel des neurones  $(x_1, y_1, z_1)$  et  $(x_2, y_2, z_2)$  par une fonction non-linéaire avec une force de couplage  $g_{syn} = 2.90$ . Une situation d'équilibre apparaît.*

Ainsi, dans le cas de réseaux bidirectionnels, si le couplage est non-linéaire, il n'est pas aisé de distinguer les intervalles de valeurs de force de couplage pour lesquels on peut parler de bursts. Cette évolution du comportement d'un neurone couplé à un autre bidirectionnellement en fonction de la force de couplage est également présentée dans [11] sous forme de diagramme symbolique de bifurcation. Cependant, nos expérimentations numériques nous indiquent que certaines évolutions du comportement sont progressives et non abruptes. La perte des bursts pour certaines plages de valeurs de la force de

couplage nous conduit, dans la suite, à nous intéresser à des réseaux couplés unidirectionnellement afin de nous assurer de la présence de bursts.

### 7.2.2 Observation de la synchronisation de bursts

Nous avons vu, dans le chapitre précédent, que dans le cas du couplage non-linéaire, la synchronisation complète ne peut avoir lieu que si chaque neurone a le même nombre d'entrées venant d'autres neurones. Cette situation n'étant que peu réaliste, il est intéressant de noter qu'un autre type de synchronisation peut avoir lieu dans le cas où tous les neurones n'ont pas le même nombre d'entrées, la synchronisation de bursts. Nous présentons donc différents exemples de réseaux couplés unidirectionnellement.

#### Exemple 1

Soient deux neurones de Hindmarsh-Rose (6.2) identiques couplés unidirectionnellement par une fonction non-linéaire. Nous pouvons observer sur la figure 7.8 que pour une certaine force de couplage et après un certain temps, les bursts des deux neurones débutent au même moment, bien qu'ils ne soient pas de même amplitude. Ainsi, il n'y a pas de synchronisation complète mais de la *synchronisation de bursts*.

Remarquons de plus que la différence d'amplitude des bursts émis par les deux neurones augmente avec la force de couplage.

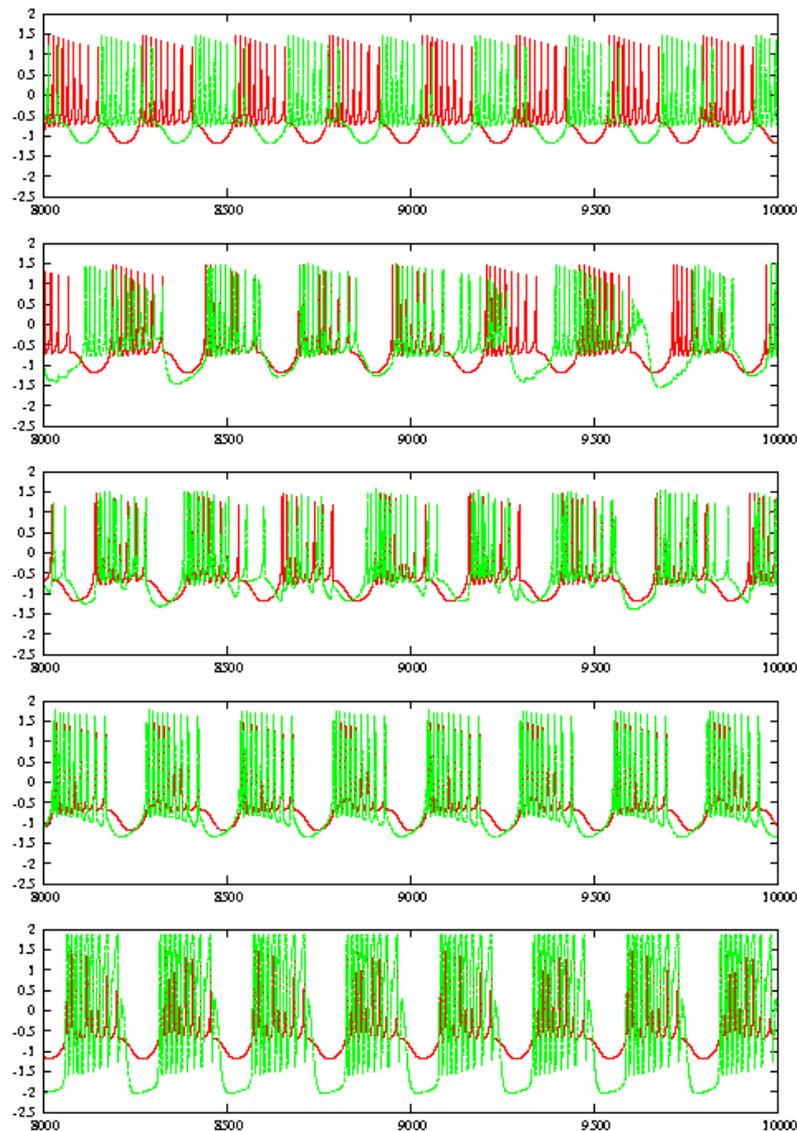


FIG. 7.8: Séries temporelles de deux neurones (6.2) couplés unidirectionnellement. Le neurone dont la série temporelle est représentée en vert reçoit le signal du neurone dont la série temporelle est représentée en rouge, respectivement pour des forces de couplage  $g_{syn} = 0$ ,  $g_{syn} = 0.11$ ,  $g_{syn} = 0.31$ ,  $g_{syn} = 2.90$ ,  $g_{syn} = 100$ . Au delà de  $g_{syn} = 2.90$ , les bursts des deux neurones débutent en même temps mais sont d'amplitudes différentes. Cette différence d'amplitude augmente avec les forces de couplage.

**Exemple 2**

Soit un réseau sans cycles de 5 neurones connectés unidirectionnellement avec pour seule condition le fait qu'il existe au moins un sommet à partir duquel on peut rejoindre tous les autres sommets du graphe. Cette condition implique le fait qu'il y a au maximum un seul noeud de degré entrant nul. Nous n'imposons aucune autre condition sur le nombre d'entrées de chacun d'eux. Un tel graphe est présenté sur la figure 7.9.

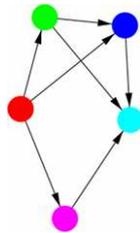


FIG. 7.9: Graphe de 5 sommets et 7 arêtes orientées, avec un seul noeud de degré entrant nul et ne présentant pas de cycle.

La figure 7.10 présente les séries temporelles des 5 neurones pour différentes valeurs de force de couplage. La couleur des séries temporelles correspond à la couleur des noeuds du graphe de la figure 7.9.

Nous pouvons ainsi faire plusieurs observations importantes.

Tout d'abord, les séries temporelles au départ irrégulières évoluent avec l'augmentation de la force de couplage pour devenir progressivement plus régulières.

De plus, pour une force de couplage suffisamment importante, les bursts de tous les neurones débutent au même moment. Par ailleurs, les spikes, de différentes amplitudes en fonction des neurones, sont également émis au même moment. On pourrait donc non seulement parler de *synchronisation de bursts* mais également de *synchronisation de spikes*.

Remarquons aussi que plus un neurone a d'entrées et plus l'amplitude de ses spikes est importante.

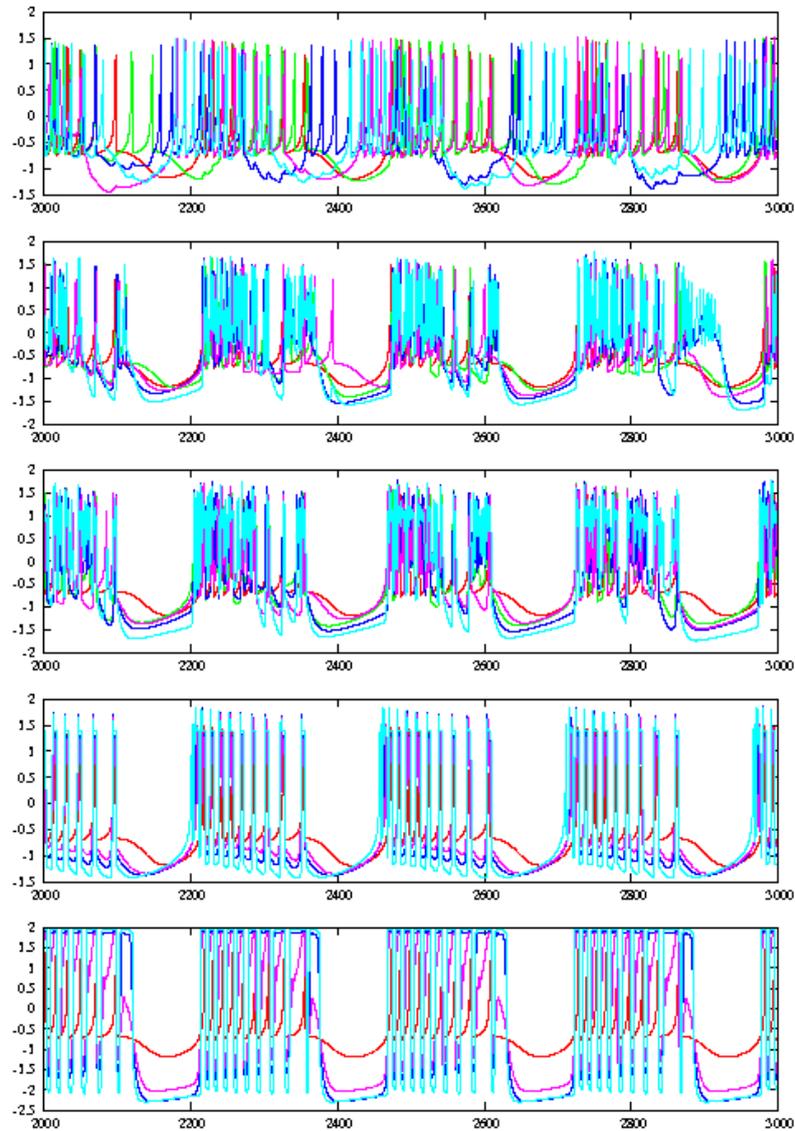


FIG. 7.10: Séries temporelles des 5 neurones correspondant aux sommets du graphe de la figure 7.9 pour différentes valeurs de force de couplage, respectivement  $g_{syn} = 0.1$ ,  $g_{syn} = 0.5$ ,  $g_{syn} = 1.0$ ,  $g_{syn} = 3.0$  de haut en bas. Ainsi, au delà d'une force de couplage proche de  $g_{syn} = 1.0$ , les bursts des 5 neurones couplés sans cycles débutent au même moment, mais sont d'amplitude différentes. Cette différence d'amplitude augmente avec la force de couplage.

**Exemple 3**

Intéressons nous maintenant à ce même réseau auquel une arête est ajoutée afin de former un cycle. Un tel réseau est donné sur la figure 7.11.

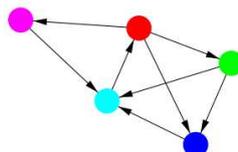


FIG. 7.11: *Graphe de 5 sommets et 8 arêtes orientées. Plusieurs de ces noeuds forment des cycles.*

L'évolution des séries temporelles des 5 sommets couplés en fonction de la force de couplage est présentée sur la figure 7.12. D'après les séries temporelles présentées sur cette figure, nous pouvons faire plusieurs remarques.

Tout d'abord, tout comme nous l'avons observé dans le cas du couplage bidirectionnel, la présence d'un cycle entraîne d'importantes modifications du comportement des noeuds. En effet, alors que dans un réseau sans cycle, les noeuds émettent des bursts quelque soit la force de couplage, nous pouvons observer dans le cas de la présence d'un cycle que le comportement d'un noeud passe de bursts classiques à un comportement irrégulier avant de retourner au bursting. L'augmentation de la force de couplage fait évoluer ces bursts en bursts d'oscillations avant que les oscillations ne disparaissent progressivement au sein des bursts. Enfin, pour une valeur suffisamment élevée de la force de couplage, tous les noeuds sont à l'état d'équilibre.

Par ailleurs, au delà d'une certaine force de couplage, la synchronisation de bursts apparaît tandis que la synchronisation complète n'est jamais atteinte.

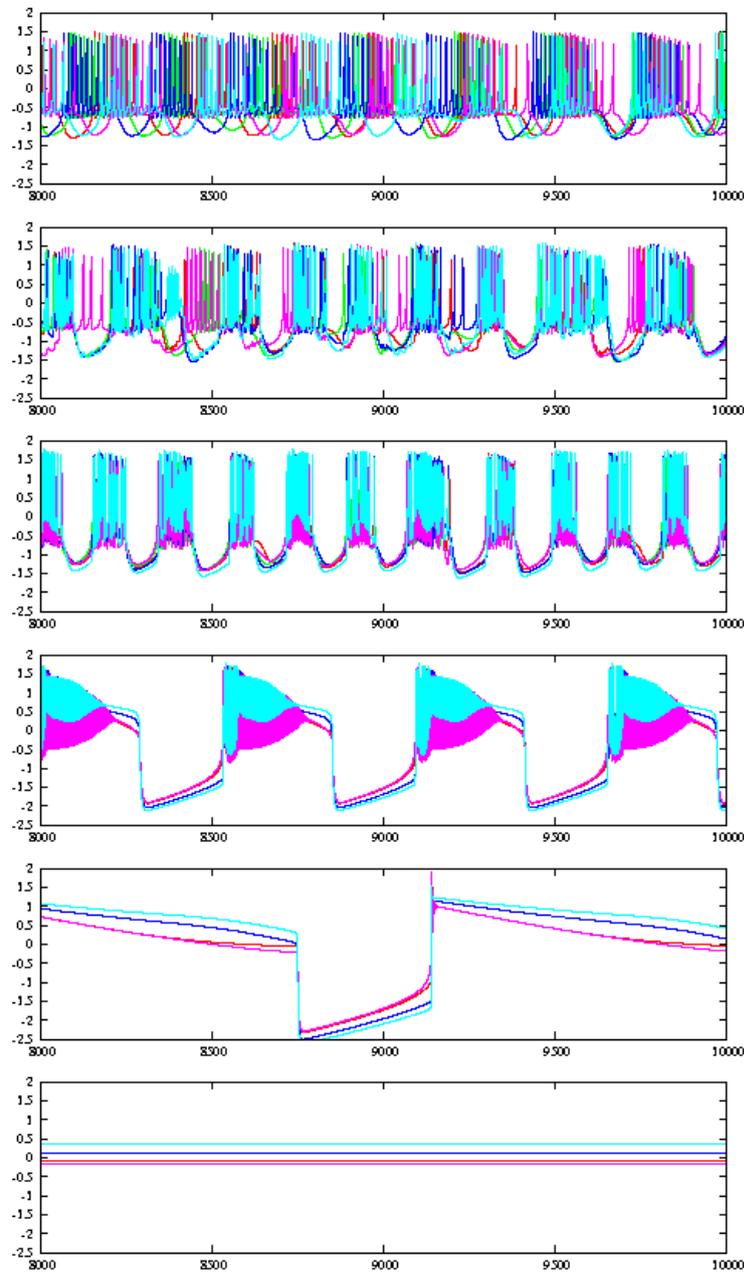


FIG. 7.12: Séries temporelles des 5 neurones correspondant aux sommets du graphe de la figure 7.9 présentant un cycle, pour différentes valeurs de force de couplage, respectivement  $g_{syn} = 0.0$ ,  $g_{syn} = 0.16$ ,  $g_{syn} = 0.46$ ,  $g_{syn} = 0.70$ ,  $g_{syn} = 2.04$  et  $g_{syn} = 2.06$ . Le comportement des noeuds est fortement modifié sous l'influence de l'augmentation de la force de couplage et passe du bursting classique à un état d'équilibre en passant par le spiking et les bursts d'oscillations.

**Exemple 4**

Soit le réseau de neurones de Hindmarsh-Rose (6.2) présenté sur la figure 7.13. Tout comme l'exemple précédent, il présente un cycle.

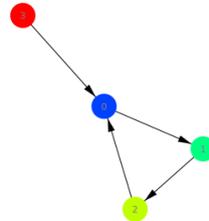


FIG. 7.13: *Graphe de 4 nœuds et 4 arêtes orientées présentant un cycle.*

Les séries temporelles des nœuds sont présentées sur la figure 7.14. Nous pouvons observer que, bien que les bursts de chacun des neurones n'évoluent pas de la même façon, certains ayant un comportement de bursting classique, d'autres un comportement de bursts d'oscillations, ces bursts débutent au même moment nous pouvons bien parler de synchronisation de bursts.

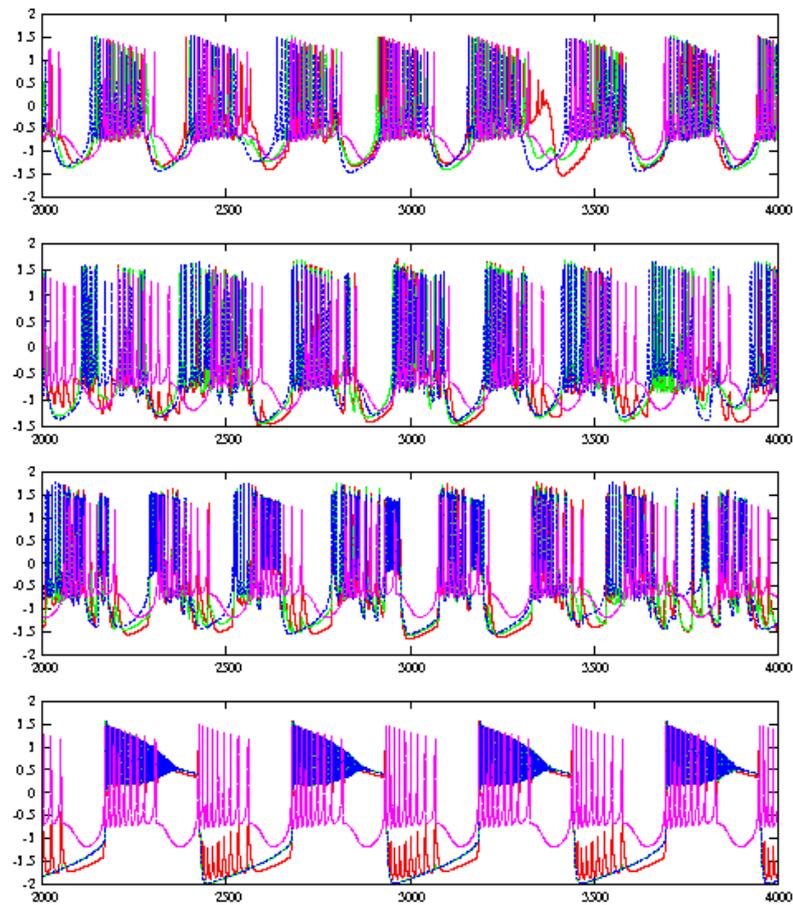


FIG. 7.14: Séries temporelles des 5 neurones correspondants aux sommets du graphe de la figure 7.13 présentant un cycle, pour différentes valeurs de force de couplage, respectivement  $g_{syn} = 0.10$ ,  $g_{syn} = 0.50$ ,  $g_{syn} = 1.00$ ,  $g_{syn} = 1.30$ . Au delà d'un force de couplage de  $g_{syn} = 1.30$ , les bursts émis par les neurones, bien que de natures différentes, débutent au même moment.

L'étude de la synchronisation de bursts présente plusieurs problèmes, à commencer par la détection du comportement de bursting, mais aussi celle des débuts de bursts et enfin celle du phénomène de synchronisation de bursts à proprement parler.

### 7.3 Détection et synchronisation des bursts

La première étape de ce travail est la détection des bursts. Pour cela, il faut dans un premier temps localiser les spikes. La recherche des maxima locaux des séries temporelles au-delà d'un certain seuil permet de localiser les spikes. En effet, on rappelle qu'un spike naît lorsque le potentiel de membrane dépasse un certain seuil, le seuil synaptique  $\theta_{syn}$ .

Une fois les spikes localisés, il faut détecter les bursts et plus précisément les débuts de burst. Nous savons qu'un burst est une poussée (ou train) de potentiels d'actions. Chaque burst est séparé du suivant par une période lente dite de quiescence.

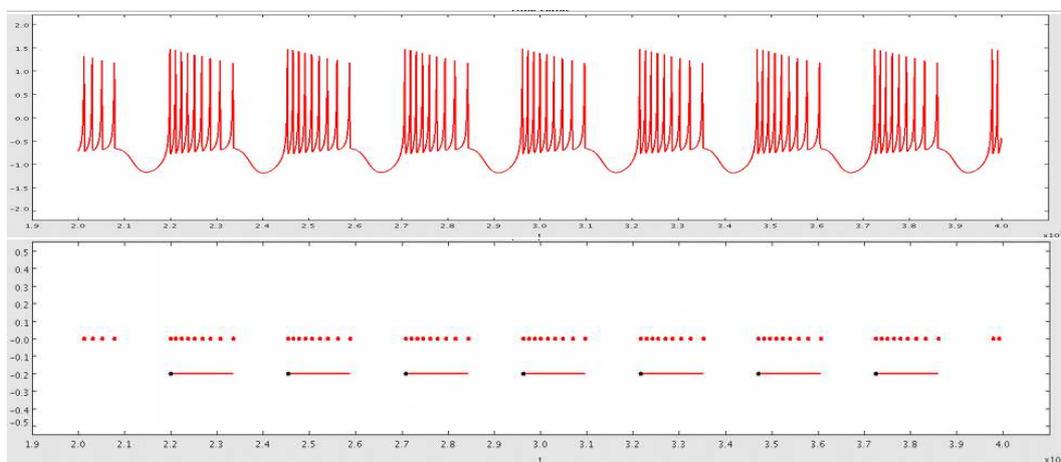


FIG. 7.15: Afin de visualiser plus facilement les spikes et les bursts, on représente par un point les maxima locaux d'une série temporelle en fonction du temps. Sous ces points, un segment représente la durée du burst.

Ainsi, l'idée ici est de repérer ces périodes lentes afin qu'elles nous informent des débuts de bursts. Pour cela, nous avons choisi d'utiliser une méthode de clustering. En effet, nous listons toutes les distances inter-spikes et nous séparons avec la méthode  $k$ -means ces distances inter-spikes en deux groupes : celles que nous considérerons comme inter-spikes et celles que nous considérerons comme inter-bursts, voir [53]. Il n'est pas aisé de décider arbitrairement de cette limite et c'est pourquoi on utilise une méthode de clustering. La méthode de  $k$ -means est une méthode classique de clustering qui permet de séparer  $n$  observations en  $k$  groupes. Le principe de cette méthode est simple. Toutes les distances inter-spikes sont classées par ordre croissant. Il reste ensuite à séparer toutes ces valeurs en deux groupes,  $d_1, \dots, d_i$  et  $d_{i+1}, \dots, d_n$ , le premier groupe correspondant à l'ensemble des distance insterspikes et le second à l'ensemble des distances inter-bursts. Soit  $\mu_1(i)$  la moyenne des  $i$  premières valeurs, et  $\mu_2(i)$  la moyenne des  $n - i$

valeurs suivantes. On a,

$$\mu_1(i) = \frac{\sum_{j=1}^i d_j}{i} \quad \text{et} \quad \mu_2(i) = \frac{\sum_{j=i+1}^n d_j}{n-i}$$

La séparation se fera donc à l'indice  $i^*$  minimisant sur  $i$  la fonction,

$$\sum_{j=1}^i (d_j - \mu_1(i))^2 + \sum_{j=i+1}^n (d_j - \mu_2(i))^2$$

Nous obtenons donc deux groupes de distances inter-spikes et inter-bursts. Cela nous permet ainsi de déterminer les premiers spikes des bursts. Afin de s'assurer de la présence claire de bursts émis par les neurones, nous calculons, dans chacun des cas, le ratio  $\frac{d_{i^*+1}}{d_{i^*}}$ . Si celui-ci est proche de 1, alors on peut considérer que la différence entre la plus grande distance inter-spikes et la plus petite distance inter-bursts n'est pas significative et alors, les spikes émis par le neurone ne sont pas clairement organisés en bursts. Si ce ratio est significativement supérieur à 1, alors nous pouvons considérer que les bursts peuvent être clairement identifiés.

Dans la suite, nous nous intéressons à différentes mesures qui nous amènent à l'étude de la synchronisation de bursts. Les simulations numériques sont effectuées pour deux types de réseaux. Tout d'abord, le cas de la chaîne est étudié. Nous considérons donc un réseau composé de  $n$  neurones,  $i = 1, \dots, 20$ , dans lequel le neurone  $i$ ,  $i > 1$  ne reçoit de signal que du neurone  $i - 1$ , comme on peut le voir sur la figure 7.16.



FIG. 7.16: Réseau en chaîne composé de 20 neurones. Dans un tel réseau, le neurone  $i$ ,  $i > 1$  ne reçoit de signal que du neurone  $i - 1$ .

Nous nous intéressons également au cas d'un réseau complet unidirectionnel composé de  $n$  neurones,  $n = 1, \dots, 20$ , dans lequel le neurone  $i$  reçoit des signaux des neurones  $1, \dots, i - 1$ . Ainsi, le degré entrant des neurones est compris entre 0 et  $n - 1$ . La figure 7.17 présente le réseau construit pour 10 neurones.

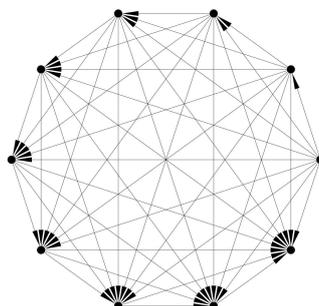


FIG. 7.17: Réseau complet unidirectionnel de 10 neurones. Dans un tel réseau, le neurone  $i$  reçoit des signaux des neurones  $1, \dots, i - 1$ . Ainsi, le degré entrant des neurones est compris entre 0 et 9.

Afin de déterminer si les bursts sont bien marqués et pour s'assurer qu'ils peuvent être clairement distingués, nous avons calculé le ratio de la plus grande distance inter-spike sur la plus petite distance inter-bursts. Proche de 1, ce ratio indique que les bursts ne sont pas bien marqués et sont donc peu différenciables des spikes, tandis que nettement supérieur à 1, il indique que les bursts sont identifiables sans difficulté. Avec les paramètres que nous utilisons, ce ratio calculé dans le cas d'un neurone individuel non couplé est d'environ 4.2.

Ce ratio peut être mesuré pour chacun des neurones des réseaux considérés. La figure 7.18 présente ainsi ce ratio mesuré pour le second, le dixième et le dernier neurone de la chaîne de 20 neurones couplés en fonction de la valeur de la force de couplage.

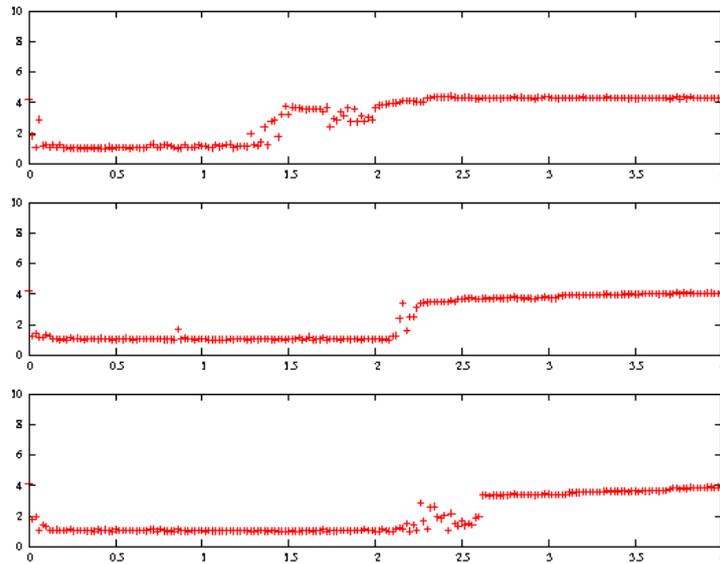


FIG. 7.18: *Ratio entre la plus petite distance inter-bursts et la plus grande distance inter-spikes dans une série temporelle du second neurone, du dixième neurone et du dernier neurone (de haut en bas) d'un réseau de 20 neurones en chaîne (voir figure 7.16) en fonction de la valeur de la force de couplage.*

La figure 7.19 présente ce même ratio mesuré pour le second, le dixième et le dernier neurone du réseau complet unidirectionnel de la figure 7.17, en fonction de la valeur de la force de couplage.

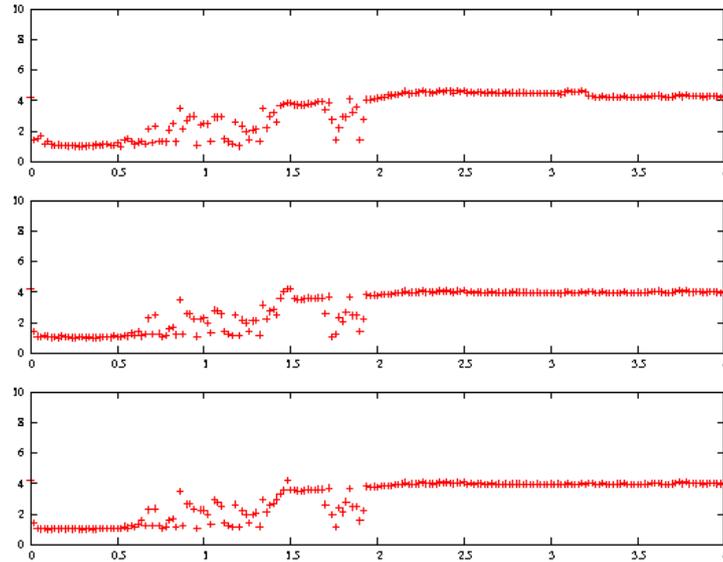


FIG. 7.19: Ratio entre la plus petite distance inter-bursts et la plus grande distance inter-spike dans une série temporelle du second neurone, du cinquième neurone et du dernier neurone (de haut en bas) du réseau complet unidirectionnel (voir figure 7.17) en fonction de la valeur de la force de couplage.

Ainsi, par l'observation de ces données, dans les cas d'un réseau en chaîne tout comme dans le cas du réseau complet unidirectionnel, nous pouvons voir que pour de faibles forces de couplage, les spikes et les bursts sont moins facilement identifiables que pour des forces de couplage plus importantes.

Rappelons que le début d'un burst, dans notre étude, correspond au moment d'émission du premier spike du burst. La distance entre deux bursts émis par deux neurones différents est la valeur absolue de la différence entre leurs temps de début, c'est à dire la valeur absolue de la différence entre le moment d'émission du premier spike d'un burst par le premier neurone et le moment d'émission du premier spike d'un burst par le second neurone. Considérons un burst  $b_1$  émis par un premier neurone et un burst  $b_2$  émis par un second. On dit que  $b_1$  et  $b_2$  sont alignés si  $b_1$  est le burst du premier neurone le plus proche de  $b_2$  et  $b_2$  est le burst du second neurone le plus proche de  $b_1$ . Dans le cas de  $n$  neurones, on dit qu'un ensemble de bursts  $b_1, \dots, b_n$  ( $b_i$  étant un burst émis par le neurone  $i$ ) est aligné si chaque paire de bursts  $(b_i, b_j)$  est alignée. Dans ce cas, on pourra également dire que le burst  $b_i$  du neurone  $i$  admet des bursts équivalents, ou associés, émis par les autres neurones.

La figure 7.20 présente les points correspondant à la projection des spikes sur un axe du

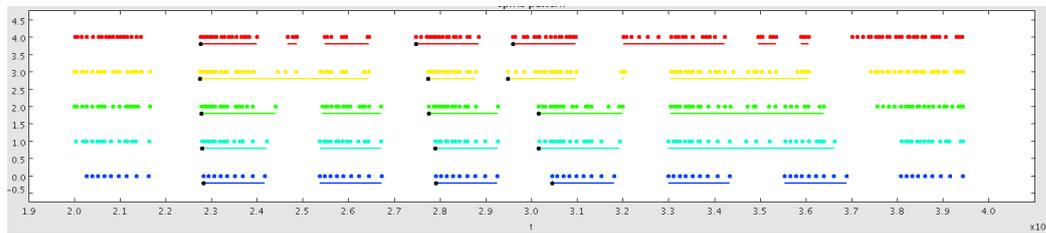


FIG. 7.20: Représentation des séries temporelles des 5 neurones d'un réseau. Chaque point représente un maximum local en fonction du temps. Un point correspond donc à un spike. La durée d'un burst est représentée par un segment tracé sous ces points. Sur cette figure, le second burst des 5 neurones ont un équivalent émis par tous les neurones. Un point noir représentant la présence de ces équivalents apparaît donc à gauche du segment. Dans le cas contraire, le point noir n'est pas tracé.

temps. Les segments sous ces points représentent la durée des bursts. Si, pour un réseau de  $n$  neurones, un burst a des équivalents émis par tous les neurones, alors un point noir représentant la présence de ces équivalents apparaît à gauche du segment.

Afin de parler de synchronisation de bursts, il faut s'assurer que chacun de bursts des neurones d'un réseau admet un burst associé émis par tous les autres neurones du réseau. Il est donc intéressant de regarder, dans un réseau de  $n$  neurones, le nombre total de bursts présents pour un intervalle de temps donné de longueur 25000, le nombre de bursts qui admettent des équivalents émis par tous les autres neurones, mais aussi le ratio entre ces deux quantités. La figure 7.21 présente ces différentes valeurs pour un réseau en chaîne. Au delà d'une force de couplage proche de  $g_{syn} = 2.2$ , le nombre de bursts repérés (figure 7.21 (a)) et le nombre de bursts ayant des équivalents émis par tous les neurones (figure 7.21 (b)) se stabilisent autour de 1050. Ainsi, le ratio entre les deux valeurs précédentes (figure 7.21 (c)) est proche de 1 et indique donc que tous les bursts repérés ont un équivalent émis par tous les neurones, ce qui permet de dire qu'alors, la synchronisation de bursts est possible.

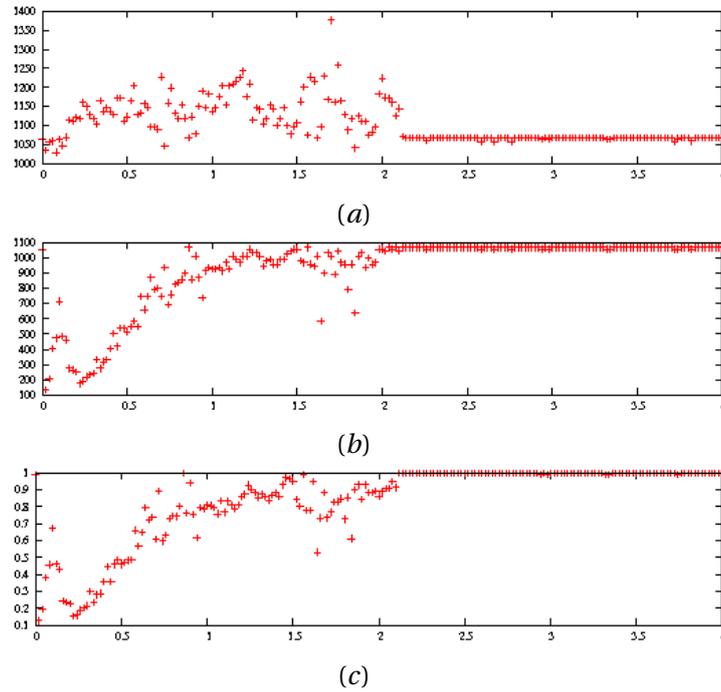


FIG. 7.21: (a) Nombre de bursts identifiés dans un réseau de 20 noeuds de type chaîne (figure 7.16) en fonction de la force de couplage. Au delà d'une force de couplage proche de  $g_{syn} = 2.2$ , le nombre de bursts se stabilise autour de 1050. (b) Nombre de bursts ayant des équivalents émis par tous les neurones. Au delà d'une force de couplage proche de  $g_{syn} = 2.0$ , le nombre de bursts ayant des équivalents émis par tous les neurones se stabilise autour de 1050. (c) Ratio entre le nombre de bursts et le nombre de bursts ayant des équivalents émis par tous les neurones. Au delà d'une force de couplage proche de  $g_{syn} = 2.2$ , le ratio entre les deux valeurs précédentes est proche de 1 et indique donc que tous les bursts repérés ont un équivalent émis par tous les neurones.

De même, dans le cas du réseau complet unidirectionnel, les résultats de ces différentes mesures pour un réseau sont présentés sur la figure 7.22. Des observations similaires peuvent être faites. Au delà d'une force de couplage proche de  $g_{syn} = 0.7$ , le nombre de bursts repérés (figure 7.22 (a)) et le nombre de bursts ayant des équivalents émis par tous les neurones (figure 7.22 (b)) se stabilisent autour de 1065. Ainsi, le ratio entre les deux valeurs précédentes (figure 7.22 (c)) est proche de 1 et indique donc que tous les bursts repérés ont un équivalent émis par tous les neurones, ce qui permet de dire qu'alors, la synchronisation de bursts est possible.

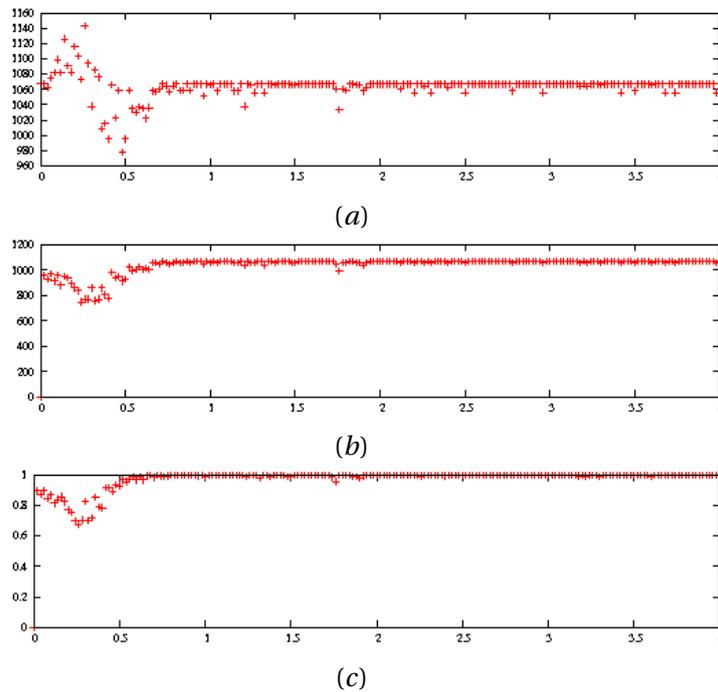


FIG. 7.22: (a) Nombre de bursts identifiés dans un réseau complet unidirectionnel (figure 7.17) en fonction de la force de couplage. Au delà d'une force de couplage proche de  $g_{syn} = 0.7$ , le nombre de bursts se stabilise autour de 1065. (b) Nombre de bursts ayant des équivalents émis par tous les neurones. Au delà d'une force de couplage proche de  $g_{syn} = 0.7$ , le nombre de bursts ayant des équivalents émis par tous les neurones se stabilise autour de 1065. (c) Ratio entre nombre de bursts émis et le nombre de bursts ayant des équivalents émis par tous les neurones. Au delà d'une force de couplage proche de  $g_{syn} = 0.7$ , le ratio entre les deux valeurs précédentes est proche de 1 et indique donc que tous les bursts repérés ont un équivalent émis par tous les neurones.

Les figures 7.21 et 7.22 permettent donc l'observation de plusieurs phénomènes. Tout d'abord, à partir d'une force de couplage suffisamment importante, le nombre de bursts se stabilise. De plus, le nombre de bursts admettant des bursts associés émis par tous les neurones du réseau augmente avec la force de couplage pour se stabiliser au delà d'une certaine force. Enfin, nous pouvons constater que tous les bursts identifiés au sein du réseau admettent des bursts associés émis par tous les neurones du réseau lorsque, toujours au delà d'une certaine force de couplage.

Nous avons donc déterminé la valeur de la force de couplage au delà de laquelle tous les bursts ont des équivalents émis par tous les neurones. Cependant, cela ne signifie pas

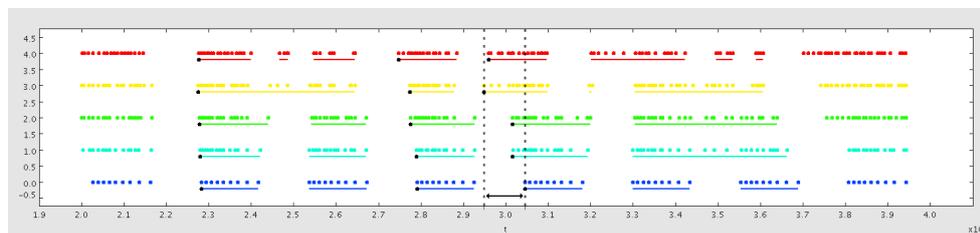


FIG. 7.23: Représentation des séries temporelles des 5 neurones d'un réseau. Chaque point représente un maximum local en fonction du temps. Un point correspond donc à un spike. La durée d'un burst est représentée par un segment tracé sous ces points. Sur cette figure, les second bursts des 5 neurones ont un équivalent émis par tous les neurones. Un point noir représentant la présence de ces équivalents apparaît donc à gauche du segment. Dans le cas contraire, le point noir n'est pas tracé.

que les bursts sont synchronisés car on ne précise pas s'ils débutent au même moment. Il nous faut alors nous intéresser à la valeur de la durée entre les débuts de bursts des bursts équivalents. Pour ce faire, nous mesurons la différence de temps entre l'émission des bursts associés émis par les différents neurones du réseau, comme le montre la figure 7.23. Plus cette différence sera importante et moins les bursts seront synchronisés.

C'est pourquoi, dans un réseau de  $n$  neurones, pour chaque  $n$ -uplet de bursts alignés, nous regardons la distance entre les deux débuts de bursts les plus éloignés. Cette mesure étant effectuée autant de fois qu'il y a de bursts émis, nous prenons la moyenne de toutes ces mesures. C'est ce que présente la figure 7.24 pour différentes tailles de réseaux en chaîne.

La figure 7.25 présente cette même mesure dans le cas de différentes tailles de réseaux complets unidirectionnels.

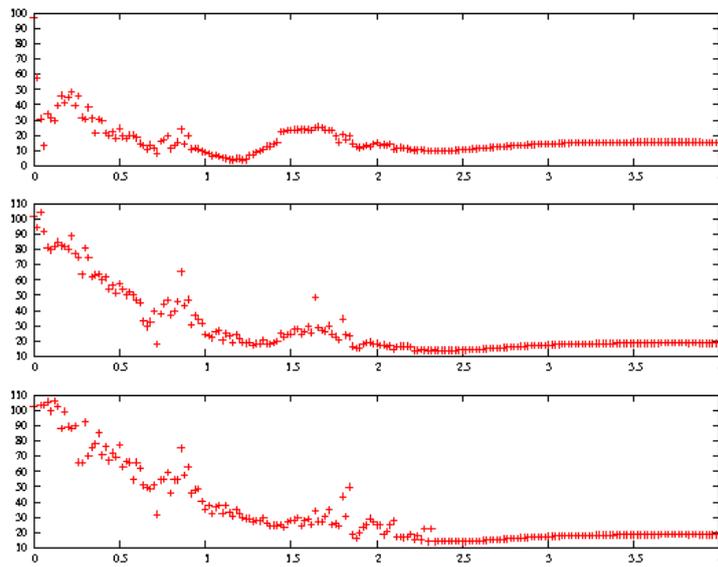


FIG. 7.24: *Moyenne des distances maximales entre les débuts des bursts dans un réseau de 3, 10 et 20 neurones en chaîne en fonction de la force de couplage. Dans tous les cas, au delà d'une certaine valeur de la force de couplage, cette moyenne atteint de petites valeurs et se stabilise, ce qui signifie qu'alors, les débuts des bursts de tous les neurones sont suffisamment proches.*

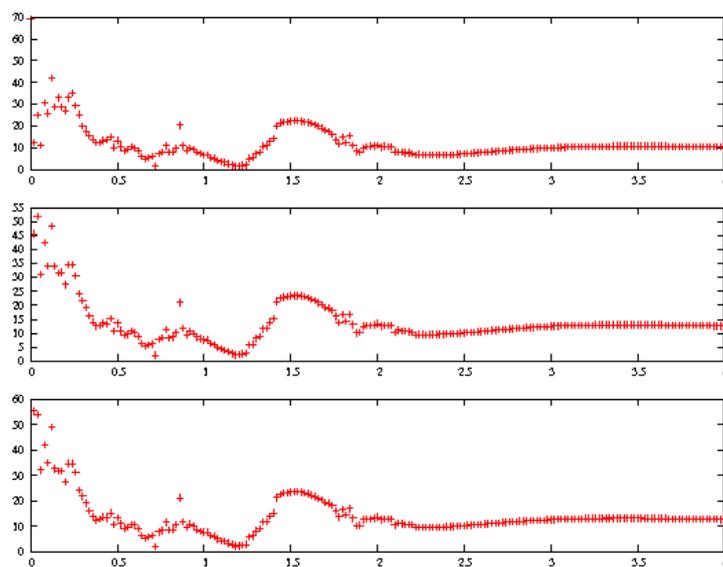


FIG. 7.25: Moyenne des distances maximales entre les débuts des bursts dans un réseau de 3, 10 et 20 neurones en couplés unidirectionnellement comme sur la figure 7.17 en fonction de la force de couplage. Dans tous les cas, au delà d'une certaine valeur de la force de couplage, cette moyenne atteint de petites valeurs et se stabilise, ce qui signifie qu'alors, les débuts des bursts de tous les neurones sont suffisamment proche.

L'évolution de cette moyenne en fonction de la force de couplage laisse apparaître que pour certaines plages de valeur de la force de couplage, la synchronisation de bursts a lieu, mais qu'elle peut disparaître lorsque la force de couplage augmente, pour ne se stabiliser finalement pour des valeurs de force de couplage plus importantes. Sur les figures 7.27 et 7.28, les cas de réseaux respectivement en chaîne et complets unidirectionnels de 2 à 20 neurones sont étudiés. Les points représentent les valeurs de la force de couplage pour lesquelles la moyenne précédemment calculée est inférieure à une valeur seuil qui détermine la présence de la synchronisation de bursts.

Cette valeur seuil est le maximum de la valeur de cette moyenne pendant la phase de stabilisation de la moyenne, qui apparaît au-delà d'une certaine force de couplage (ici 2.5). Cette valeur seuil, pour différentes tailles de réseaux dans le cas des chaînes et des réseaux complets unidirectionnels est donnée dans la figure 7.26.

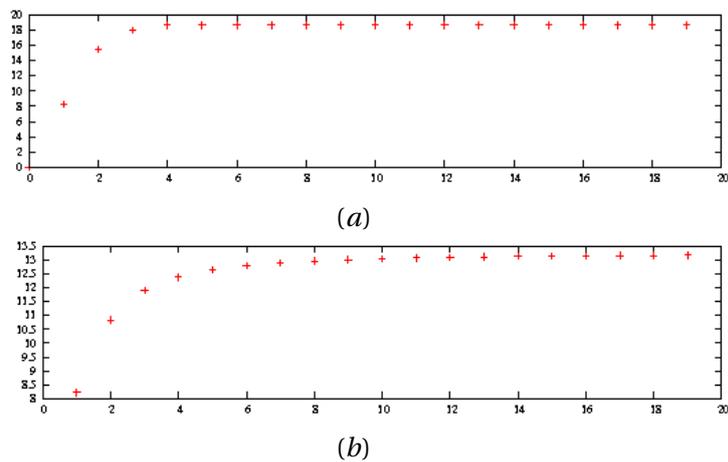


FIG. 7.26: Valeur de la moyenne des distances entre les débuts de bursts associés d'un réseau au-dessous de laquelle nous pouvons considérer que la synchronisation de bursts a lieu en fonction de la taille du réseau (a) chaîne, (b) complet unidirectionnel.

## 7. SYNCHRONISATION DE BURSTS - HR

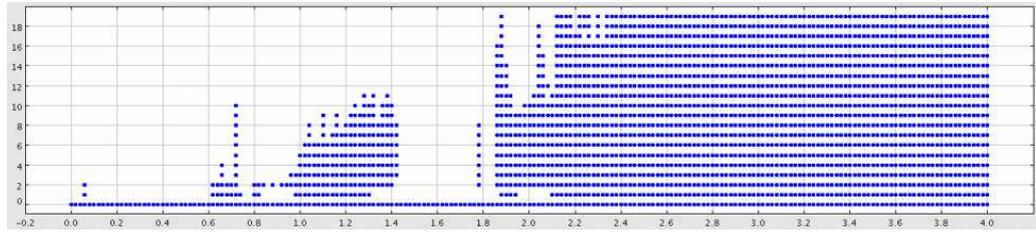


FIG. 7.27: L'axe des  $x$  représente la force de couplage tandis que l'axe des  $y$  représente le nombre de neurones dans le réseau. Lorsque la moyenne précédemment présentée est inférieure à un certain seuil, que l'on considère seuil de synchronisation de bursts, un point est représenté sur une droite en fonction de la force de couplage. Le cas d'un réseau en chaîne est présenté ici et la synchronisation de bursts se stabilise pour une force de couplage voisine de 1.90.

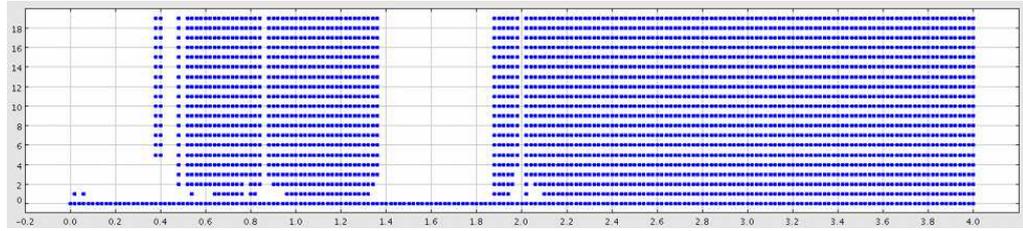


FIG. 7.28: L'axe des  $x$  représente la force de couplage tandis que l'axe des  $y$  représente le nombre de neurones dans le réseau. Lorsque la moyenne précédemment présentée est inférieure à un certain seuil, que l'on considère seuil de synchronisation de bursts, un point est représenté sur une droite en fonction de la force de couplage. Le cas d'un réseau complet unidirectionnel est présenté ici et la synchronisation de bursts se stabilise pour une force de couplage voisine de 1.90.

Ainsi, nous avons élaboré une méthode de détection des bursts et de la synchronisation de bursts. Dans le cas des deux types de réseaux étudiés, la synchronisation de bursts semble se stabiliser pour des valeurs de la force de couplage supérieures ou égales à 1.90.

# CONCLUSION ET PERSPECTIVES

## Conclusion

Dans ce travail, nous avons, dans un premier temps, présenté les notions de biologie et de neurophysiologie qui permettent de comprendre les différentes étapes de la modélisation mathématique du fonctionnement des neurones. Plusieurs modèles, tels que le modèle de Hodgkin-Huxley, celui de FitzHugh-Nagumo ou encore ceux de Hindmarsh-Rose, ont ensuite été présentés. C'est sur ces derniers que nous nous sommes intéressés dans la suite.

Une première étude présente l'analyse qualitative ainsi que l'existence d'une bifurcation de Hopf pour le système de Hindmarsh-Rose à deux dimensions. C'est ensuite sur le modèle à trois dimensions que nous nous sommes concentrés. L'étude de la dynamique transitoire et de la dynamique asymptotique de ce modèle fait apparaître la diversité des comportements possibles et les conséquences sur ce comportement de la perturbation de certains paramètres. De l'étude des points d'équilibre à celle de la bifurcation de Hopf et de la bifurcation homocline, la seconde partie de ce travail présente à la fois des preuves théoriques, mais également une analyse numérique précise.

Cette étude du comportement d'un neurone individuel nous a naturellement conduit à l'étude des conséquences du couplage de plusieurs d'entre eux. C'est ainsi que nous nous sommes intéressés au phénomène de synchronisation qui peut apparaître au sein de réseaux de neurones. La synchronisation complète dans des réseaux de différentes topologies et pour différentes fonctions de couplage est donc étudiée. La force de couplage nécessaire pour obtenir la synchronisation complète des neurones d'un réseau est observée et certaines lois heuristiques approchant l'évolution de cette force de couplage en fonction du nombre de noeuds ou du degré de chaque noeud sont données.

Enfin, il s'est avéré qu'un autre phénomène de synchronisation apparaissait lors de l'étude de différents réseaux. La synchronisation de bursts fait ainsi l'objet du dernier chapitre. Cette synchronisation, biologiquement plus réaliste, caractérisée par la simultanéité du début d'émission de bursts, indépendamment de leur amplitude ou de leur durée, né-

cessite une force de couplage moins importante que la synchronisation complète pour apparaître et peut également avoir lieu dans des situations de couplage où la synchronisation complète n'a jamais lieu.

L'étude numérique de la synchronisation a pu être réalisée en collaboration avec le laboratoire d'informatique du Havre par l'utilisation de *Graphstream*, outils développé au sein de ce laboratoire, qui permet de simplifier la génération et la manipulation de graphes.

### **Perspectives**

#### **Phénomènes de synchronisation**

Dans les chapitres 6 et 7, nous présentons un ensemble de résultats numériques sur les phénomènes de synchronisation complète et de synchronisation de bursts. Si le cas de la synchronisation complète a été étudié théoriquement par différents auteurs, une analyse théorique des différents phénomènes concernant la synchronisation de bursts pourrait faire l'objet de futurs travaux.

Nous avons concentré nos études principalement sur des réseaux composés de neurones identiques. Bien que nous ayons abordé la question rapidement dans le chapitre 7, le cas de réseaux composés de neurones ayant des paramètres de valeurs différentes pourrait aussi faire l'objet d'une étude future.

L'élaboration d'une méthode de détection de la synchronisation de bursts au sein d'un réseau de neurones a été dans ce travail appliquée à deux types de réseaux. L'influence de la topologie du réseau sur la force de couplage minimale pour observer la synchronisation de bursts pourrait être abordée dans une étude prochaine. Par ailleurs, tout comme dans le cas de la synchronisation complète, une recherche de propriétés émergentes de l'étude de la synchronisation de bursts pourrait être faite.

#### **Synchronisation au sein de clusters**

L'étude de la synchronisation de bursts s'est avérée intéressante car observée dans des situations où la synchronisation complète n'apparaît pas. Cependant, cette étude a permis de faire quelques observations qu'il serait intéressant d'approfondir, notamment concernant la synchronisation complète au sein de clusters de noeuds de même degré entrant.

Dans l'exemple 2 du chapitre 7 (figure 7.9), les neurones ayant le même nombre d'entrées semblent présenter un phénomène de synchronisation complète. En effet, sur la

figure 7.10, lorsque la force de couplage est de  $g_{syn} = 3$ , la courbe verte se confond avec la courbe magenta. Ces deux sommets du graphe sont de même degré entrant et reçoivent de plus leur signal du même noeud.

Dans l'exemple 3 du chapitre 7 (figure 7.11), nous pouvons également remarquer que deux noeuds de même degré entrant peuvent, pour une force de couplage suffisamment importante, présenter de la synchronisation complète dans le cas où leurs signaux entrant viennent de noeuds eux-mêmes de même degré entrant. C'est le phénomène que nous pouvons observer sur la figure 7.29, qui présente, pour deux échelles différentes, les séries temporelles des noeuds verts et magenta, ainsi que la courbe donnant la première variable du noeud vert en fonction de la première variable du noeud magenta.

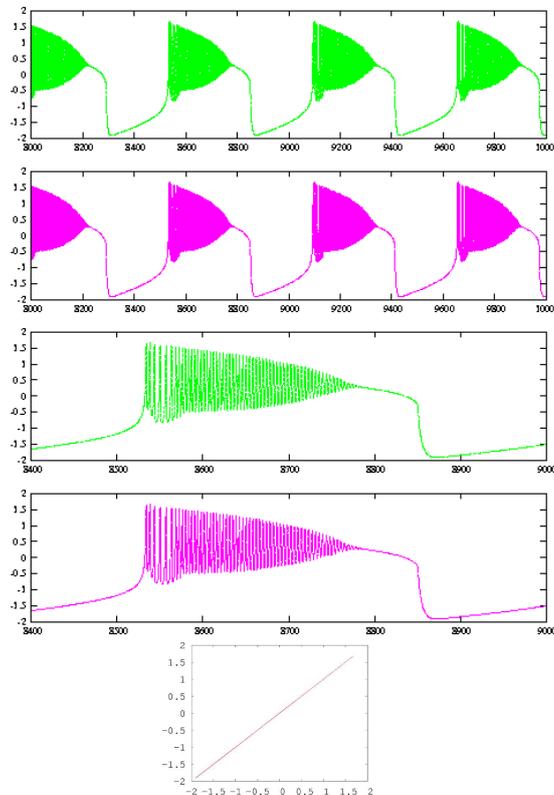


FIG. 7.29: *Séries temporelles  $(t, x)$  du sommet vert et du sommet magenta du réseau de la figure 7.11. Pour une certaine force de couplage, le comportement de ces noeuds, recevant chacun une entrée d'un même sommet, est complètement synchrone, comme on peut le voir également sur la dernière figure qui présente la première variable du noeud vert en fonction de la première variable du noeud magenta.*

Dans le cas où deux sommets ont le même nombre d'entrées, mais venant de sommets ayant des degrés d'entrée différents, la synchronisation complète n'est pas observée. C'est ce que nous pouvons voir sur la figure 7.30, sur laquelle sont représentées les séries temporelles du noeud vert et du noeud rouge du réseau de la figure 7.11, tous deux n'ayant qu'une entrée, mais venant de deux noeuds eux-mêmes de degré entrants différents.

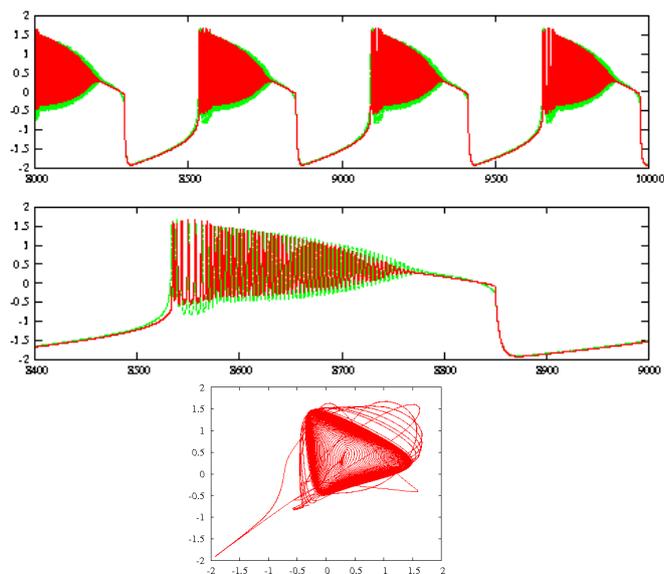


FIG. 7.30: *Séries temporelles du sommet vert et du sommet rouge du réseau de la figure 7.11. Ces deux sommets reçoivent tous deux une seule entrée, mais venant de noeuds n'ayant pas le même degré. Le comportement de ces deux noeuds n'est pas synchrone.*

Afin de voir si la synchronisation complète de noeuds de même degré entrant est toujours observée dans le cas où ils reçoivent des signaux de noeuds eux-mêmes de même degré entrant, nous nous plaçons dans le cas du réseau présenté sur la figure 7.31.

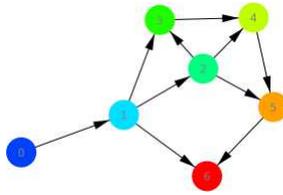


FIG. 7.31: *Graphe de 7 noeuds et 10 arêtes orientées. 4 de ces noeuds sont de même degré entrant et 3 de ces 4 noeuds reçoivent des signaux de noeuds eux-mêmes de même degré entrant.*

Dans ce réseau, les noeuds 3, 4, 5 et 6 sont de même degré entrant. Parmi ces noeuds, les noeuds 4, 5 et 6 reçoivent des signaux de 2 noeuds eux-mêmes de même degré entrant. En effets, ces trois noeuds reçoivent un signal d'un noeud de degré entrant 2 et un signal d'un noeud de degré entrant 1.

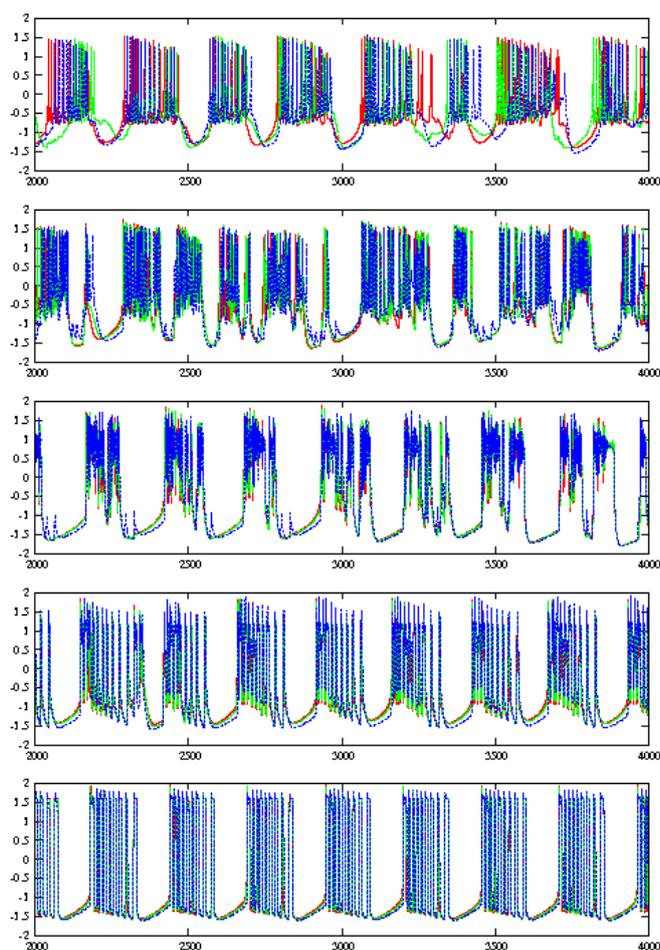


FIG. 7.32: Séries temporelles des sommets 4, 5 et 6 de la figure 7.31 recevant chacun 2 entrées, l'un d'un noeud de degré entrant 1 et la seconde d'un noeud de degré entrant 2. Si la synchronisation de bursts est observée, la synchronisation complète n'apparaît pas.

Toutes ces observations pourraient ainsi faire l'objet d'une étude plus approfondie sur ce que l'on peut appeler la *synchronisation de clusters*.

## **Quatrième partie**

### **Annexes**



# GÉNÉRALITÉS SUR LES SYSTÈMES DYNAMIQUES

## Introduction

Beaucoup de problèmes en sciences modernes et en ingénierie peuvent être aujourd'hui analysés et simulés de façon relativement réaliste grâce aux outils de la dynamique non-linéaire. Le chaos dynamique, découverte du 20ème siècle, apparaît dans de nombreux systèmes physiques et conduit à l'enrichissement et à la création de nouvelles techniques mathématiques, parmi lesquelles la théorie qualitative, la théorie des *bifurcations* et celles des attracteurs chaotiques.

L'analyse de phénomènes réels en biologie, écologie ou en physique par exemple, fait souvent appel à des modèles mathématiques, qui peuvent prendre la forme, entre autre, de systèmes d'*équations différentielles*. L'analyse qualitative du comportement de tels systèmes en fonction de paramètres conduit à l'étude des *bifurcations*. Le temps jouant un rôle d'une grande importance, le *comportement asymptotique* des solutions est également important à étudier.

Un *système dynamique* est un système qui évolue par rapport à un paramètre donné. Par exemple, le temps est un paramètre souvent utilisé. Soit  $E$  l'espace des états. On peut, à partir d'une configuration initiale  $x_0$  en  $t_0$ , considérer l'évolution du système. Il se trouvera en  $x_1$  au temps  $t_1$ ,

$$x_1 = \varphi_{t_1, t_0}(x_0),$$

$\varphi_{t_1, t_0}$  est l'*opérateur d'évolution*. Souvent, il ne dépend que de  $t = t_1 - t_0$ , c'est à dire du temps écoulé. On le notera donc  $\varphi_t$ . Une propriété fondamentale de  $\varphi_t$  est le *déterminisme* (par opposition à l'*aléatoire*),

$$\varphi_{t_2, t_1} \circ \varphi_{t_1, t_0} = \varphi_{t_2, t_0} \quad \text{et} \quad \varphi_{t, t} = Id$$

Les systèmes d'équations différentielles paramétrées peuvent avoir différents comportements asymptotiques en fonction des valeurs de leurs paramètres. Il peut donc exister

des valeurs de paramètres pour lesquelles le comportement du système passe brutalement d'un état qualitatif à un autre (par exemple, l'attracteur du système est un point équilibre et devient un cycle). Ce changement d'état qualitatif est une *bifurcation* et la valeur du paramètre associé est appelée *valeur de bifurcation*.

Dans ces annexes, nous rappellerons quelques généralités sur les systèmes dynamiques d'équations différentielles ordinaires ainsi que sur les bifurcations.

## Les systèmes d'équations différentielles ordinaires

Les équations différentielles ordinaires (EDO) sont la façon la plus commune de définir un système dynamique continu en temps. Supposons que l'espace d'état d'un système est  $X = \mathbb{R}^n$  avec comme coordonnées  $(x_1, x_2, x_3, \dots, x_n)$ . Très souvent, les lois d'évolution du système sont données implicitement, en terme de vitesse  $\dot{x}_i$  en fonction des coordonnées,

$$\dot{x}_i = f_i(x_1, x_2, x_3, \dots, x_n), \quad i = 1, \dots, n$$

ou sous la forme vectorielle ,

$$\dot{x} = f(x)$$

où  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  est supposée suffisamment différentiable. La fonction  $f$  est appelée *champs de vecteur*, car à chaque  $x$ , elle attribue un vecteur  $f(x)$ . L'équation  $\dot{x} = f(x)$  représente un système de  $n$  équations différentielles ordinaires.

Nous nous intéressons ici aux équations différentielles à second membre continu de la forme,

$$(7.1) \quad \frac{dx}{dt} = f(x, t, \lambda), \quad x \in U \subset \mathbb{R}^n, \quad t \in I_0 \subset \mathbb{R}, \quad \lambda \in V \subset \mathbb{R}^p$$

$\mathbb{R}^n$  est l'espace des phases, et  $\mathbb{R}^p$  est l'espace des paramètres.

Notons que, dans l'équation (7.1), l'intervention du temps  $t$  est explicite dans l'écriture de  $f$ . On dit que l'équation est *non autonome*. Si  $f$  ne dépend du temps qu'à travers  $x$ , on dira que l'équation est *autonome*. Elle se note alors,

$$(7.2) \quad \frac{dx}{dt} = f(x, \lambda), \quad x \in U \subset \mathbb{R}^n, \quad \lambda \in V \subset \mathbb{R}^p$$

Une *solution* de l'équation (7.1) est toute application dérivable  $x : I_0 \rightarrow U \subset \mathbb{R}^n$  définie sur un intervalle  $I_0 \subset \mathbb{R}$  telle que,  $\forall t \in I_0, (t, x(t)) \in I_0 \times U = \Omega$  et  $\dot{x} = f(x(t), t, \lambda)$ .

La recherche théorique d'une solution n'est pas toujours évidente car la difficulté posée par la forme de la fonction  $f$  peut parfois être infranchissable. La solution peut alors être

approchée grâce à des méthodes numériques.

Une solution de l'équation (7.1) comprend la fonction  $x$  et l'intervalle  $I_0$  de définition de cette fonction  $x$ . L'ensemble  $\{(t, x(t)), t \in I_0\}$  est alors appelé *trajectoire* de la solution. L'ensemble  $\{x(t), t \in I_0\}$  est alors appelé *orbite* de la solution. Le *portrait de phase* est l'ensemble de toutes les orbites de l'équation différentielle avec leur sens d'orientation.

On appelle *problème de Cauchy* relatif aux conditions initiales  $(t_0, x_0) \in \Omega$  la recherche des solutions  $x(t)$  telles que  $x(t_0) = x_0$ . Notons que, pour les équations différentielles autonomes, le comportement des solutions ne dépend pas des conditions initiales.

On appelle *champ de vecteurs*  $\vec{V}$  sur un domaine  $U$  toute application  $U \rightarrow \mathbb{R}^n$ , où  $\vec{V}(M)$  est un vecteur admettant  $M$  pour point d'origine. Une équation différentielle autonome associée à un champ de vecteur  $\vec{V}$  s'écrit, l'équation  $\dot{y} = \vec{V}(y)$ .

Soit  $x(x_0, t)$ ,  $x_0 \in U$ , une solution de (7.1) avec pour condition initiale  $x(0) = x_0$ . On appelle *flot* associé à (7.1) l'application  $\Phi_t : U \rightarrow \mathbb{R}^n$  définie par  $\Phi_t(x_0) = x(x_0, t)$ .

On appelle *système différentiel* un système d'équations différentielles. Ce système est d'ordre  $n$  s'il fait intervenir des dérivées  $n$ èmes.

On appelle *solution locale* du problème de Cauchy la donnée du couple  $(J, x)$ , où  $J$  est un intervalle de  $\mathbb{R}$ , voisinage de  $t_0$  dans  $I_0$  et où  $x \in C^1(J)$  est telle que,

$$x(t_0) = x_0 \text{ et } \forall t \in J, \frac{dx(t)}{dt} = f(x(t), t, \lambda)$$

Une solution  $y : H \rightarrow \mathbb{R}^n$  de (7.1) sera appelée prolongement d'une solution  $x : J \rightarrow \mathbb{R}^n$  si  $J \subset H$  et si  $\forall t \in J, x(t) = y(t)$ .

Une solution locale  $(J, x)$  du problème de Cauchy est dite *maximale* si elle n'admet pas de prolongement strict, c'est à dire si  $J \subset H$ , mais  $J \neq H$  et *globale* dans  $I_0$  si elle est locale et que son intervalle est  $J = I_0$ .

Soit le système (7.2) et soit  $x$  une solution associée au problème de Cauchy  $(t_0, x_0)$ . On la notera  $x(t, (t_0, x_0), \lambda)$ . Un point  $a \in \Omega$  est dit *point  $\omega$ -limite* (resp. *point  $\alpha$ -limite*) de la trajectoire  $x(t, (t_0, x_0), \lambda)$  s'il existe une séquence  $t_n \rightarrow +\infty$  (resp.  $t_n \rightarrow -\infty$ ) telle que  $\lim_{n \rightarrow +\infty} \Phi_{t_n}(x_0) = a$  (resp.  $\lim_{n \rightarrow +\infty} \Phi_{t_n}(x_0) = a$ ).

L'ensemble des points limite  $\alpha$  (resp. limite  $\omega$ ) de  $x(t, (t_0, x_0), \lambda)$  est noté  $\alpha(x)$  (resp.  $\omega(x)$ ) et l'ensemble  $\alpha(x) \cup \omega(x)$  est appelé *ensemble limite* de  $x(t, (t_0, x_0), \lambda)$ .

Le cycle limite  $\alpha$  (resp. cycle limite  $\omega$ ) est une orbite fermée  $\Gamma$  telle que  $\Gamma \subset \alpha(x)$  (resp.  $\Gamma \subset \omega(x)$ ).

### Les attracteurs

Soit  $A$  un ensemble compact, fermé de l'espace des phases. On suppose que  $A$  est *invariant*. Cela signifie que la trajectoire d'une solution  $y(z_0, t)$  avec  $z_0 \in A$  restera dans  $A$ . On dit que  $A$  est *stable* si pour tout voisinage  $U$  de  $A$ , il existe un voisinage  $V$  de  $A$  tel que toute solution  $y(z_0, t) = \Phi_t(z_0)$  restera dans  $U$  si  $z_0 \in V$ . Autrement dit, une solution issue de  $V$  restera dans  $U$ . Si de plus  $\bigcap_{t \geq 0} \Phi_t(V) = A$  et s'il existe une orbite dense dans  $A$  alors  $A$  est un *attracteur*.

Lorsque  $A$  est un attracteur, l'ensemble  $W = \bigcup_{t < 0} \Phi_t(V)$  est appelé *bassin d'attraction* et correspond à l'ensemble des points qui sont conditions initiales de trajectoires asymptotiques qui convergent vers  $A$ .

Un *attracteur étrange* est un attracteur de volume nul dans l'espace des phases et de dimension  $d$  fractale (non entière) avec  $2 < d < n$  où  $n$  est la dimension de l'espace des phases. De plus, le système différentiel doit être extrêmement sensible aux perturbations des conditions initiales, c'est à dire que deux trajectoires initialement voisines finissent toujours par s'écartier l'une de l'autre.

L'attracteur le plus connu est sans aucun doute *l'attracteur de Lorenz* grâce à sa forme particulière en ailes de papillon (figure 7.33), que l'on peut obtenir en intégrant numériquement le système suivant par exemple, par la méthode de Runge-Kutta 4.

$$\begin{cases} \dot{x} = -\sigma(x - y) \\ \dot{y} = rx - y - xz \\ \dot{z} = xy - bz \end{cases}$$

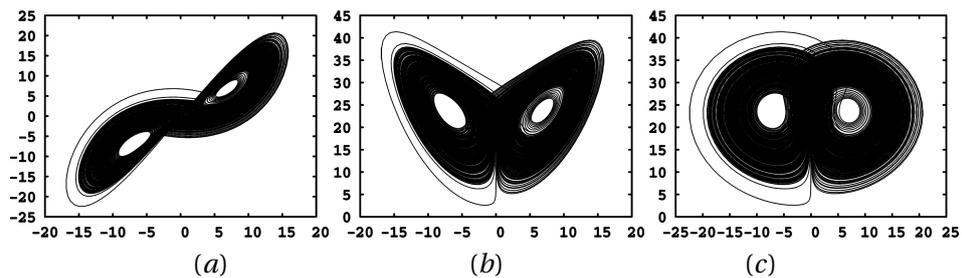


FIG. 7.33: Projections de l'attracteur de Lorenz (a) dans le plan  $(x, y)$ , (b) dans le plan  $(x, z)$  et (c) dans le plan  $(y, z)$ .

## Chaoticité

Il existe plusieurs outils permettant de renseigner la nature chaotique ou périodique d'un système dynamique. C'est le cas, par exemple, des diagrammes de bifurcations, des exposants de Lyapunov, mais aussi des maxima de Lorenz. Ces notions sont présentées, par exemple, dans [2, 18, 79].

### Section de Poincaré et application de premier retour

On appelle *section de Poincaré*, une hypersurface  $\Sigma$  de dimension  $n - 1$ , transverse au champ de vecteurs  $f$  en  $x_0$ . Autrement dit, c'est l'hypersurface  $\Sigma$  telle que  $f(x_0) \cdot n(x_0) \neq 0$  où "." désigne le produit scalaire et  $n(x_0)$  est la normale à  $\Sigma$  en  $x_0$ .

Soit  $x$  un point du voisinage  $V \subset \Sigma$  de  $x_0$ . L'application de Poincaré, ou l'application de premier retour  $P : V \rightarrow \Sigma$  est définie par,

$$x_1 = P(x) = \phi_\tau(x)$$

où  $\tau = \tau(x)$  est le temps mis par la trajectoire avec point initial  $x$  pour retourner à  $\Sigma$  pour la première fois, comme on peut le voir sur La figure 7.34.

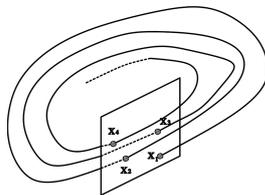


FIG. 7.34: Application de premier retour (ou de Poincaré)

Cette notion est importante car elle permet de se ramener au cas discret lors de l'étude d'équations continues. Elle permet en effet de ramener un problème en dimension 3 à un problème en dimension 2 que l'on sait étudier. Une structure du chaos en dimension 2 implique une structure du chaos en dimension 3 (la réciproque n'étant pas obligatoirement vraie).

### Maxima locaux de Lorenz

Lorsque le comportement d'un système est oscillatoire, régulier ou non, il est possible de distinguer les maxima ou l'amplitude des oscillations. Nous pouvons les observer sur les séries temporelles mais aussi sur les différents plans de phase.

Il est donc possible d'établir une suite  $z_1, z_2, z_3, \dots, z_n$ , des  $n$  maxima successifs en ignorant la durée qui les séparent les uns des autres, puis de les représenter sur un graphe, l'axe des ordonnées donnant la valeur de la variable  $z$  du maximum  $i + 1$  en fonction de la valeur de  $z$  du maximum  $i$ .

La plupart de ces maxima n'ont pas lieu au même endroit dans l'espace des phases. Ainsi, contrairement à l'application de premier retour de Poincaré, le tracé des maxima successifs ne représente pas le comportement d'une solution dans l'espace des phases coupé par un plan.

Cette représentation a été proposée en 1963 par Lorenz afin de déterminer si son attracteur avait un comportement périodique ou non. Cet attracteur, en trois dimensions ( $x, y$  et  $z$ ), est composé de deux lobes. Une trajectoire fait des circuits dans un lobe avant de passer dans le second. Lorenz a remarqué que la trajectoire semblait quitter un lobe lorsqu'elle avait atteint une certaine distance critique par rapport au centre. Il lui semblait également que cette distance déterminait le point par lequel la trajectoire entrait dans l'autre lobe, qui lui-même déterminait le nombre de tours effectués au sein d'un lobe avant de passer dans l'autre. Lorenz en a donc déduit qu'une représentation unique d'un circuit donné, appelée valeur maximum de  $z$ , pouvait prédire la même représentation (valeur maximum de  $z$ ) du circuit suivant. Il propose donc de tracer un graphe sur lequel il représente le maximum  $z_{i+1}$  suivant en fonction de la valeur du maximum  $z_i$ . Une courbe simple apparaît alors, suggérant l'existence d'une application uni-dimensionnelle  $z_{n+1} = f(z_n)$ . Cette courbe lui permet d'indiquer la nature périodique ou non de l'attracteur. En effet, par exemple, si l'application a les caractéristiques de l'application "tente", la valeur absolue de la pente est supérieure à 1 en tout point. Ainsi, toute orbite périodique doit être instable étant donné que la dérivée en chacun des points de l'orbite périodique doit être le produit des nombres dont la magnitude est supérieure à un. Ainsi, la courbe des maxima successifs de  $z$  permet par exemple, montrer l'impossibilité de l'existence d'une orbite périodique stable.

### Exposants de Lyapunov

Dans l'étude des systèmes dynamiques, le dénomination *chaotique* est liée à un certain nombre de caractéristiques, essentiellement le bornage des solutions et leur *sensibilité aux conditions initiales* (SCI). Pour certains systèmes dynamiques, la SCI se traduit par le fait que si l'on considère deux conditions initiales très voisines l'une de l'autre, les orbites correspondant à ces deux conditions initiales ont parfois des trajectoires différentes et peuvent s'écarter l'une de l'autre de façon importante. Les *exposants de Lyapunov* permettent de quantifier la façon dont deux trajectoires de conditions initiales très proches s'écarterent.

Afin de vérifier la SCI, condition nécessaire pour la présence de chaos, on est amené à regarder le signe du plus grand exposant de Lyapunov. En effet, si ce plus grand exposant de Lyapunov est négatif, cela indique que deux trajectoires de conditions initiales proches tendent à se rapprocher à vitesse exponentielle, les trajectoires tendent alors asymptotiquement vers un point d'équilibre. Si ce plus grand exposant de Lyapunov est nul, l'évolution de la distance entre deux trajectoires initialement proches est gouvernée par des termes plus lents de type polynomial et indique un comportement périodique. Si un exposant de Lyapunov est positif, alors deux trajectoires initialement proches vont tendre, en moyenne, à s'éloigner l'une de l'autre à vitesse exponentielle. Ainsi, en dimension 3, la présence d'un exposant de Lyapunov positif, d'un exposant de Lyapunov nul et d'un exposant de Lyapunov négatif exprime la présence de chaos par l'existence d'un attracteur chaotique, qui peut être étrange (cas où la dimension de l'attracteur est fractale).

### Stabilité des solutions

Une solution issue de  $z_0$  est dite *stable* si une solution issue d'un point très voisin  $z_0 + \delta z_0$  ne s'écarte pas beaucoup de notre solution. Ainsi, la solution  $z(t, (t_0, z_0), \lambda)$  est stable s'il existe une boule  $\bar{B}(z_0, r)$  et une constante réelle  $C \geq 0$  telles que,  $\forall z_1 \in \bar{B}(z_0, r)$ ,  $t \rightarrow x(t, (t_0, z_0), \lambda)$  est définie sur  $[t_0, +\infty[$  et  $\forall z_1 \in \bar{B}(z_0, r)$  et  $t \geq t_0$ , on a  $\|z(t, (t_0, z_1), \lambda) - z(t, (t_0, z_0), \lambda)\| \leq C \|z_1 - z_0\|$ .

Une solution issue de  $z_0$  est dite *asymptotiquement stable* si une solution issue d'un point très voisin  $z_0 + \delta z_0$  ne s'écarte pas beaucoup de notre solution et si elle converge vers celle-ci. Ainsi, la solution  $z(t, (t_0, z_0), \lambda)$  est asymptotiquement stable si elle est stable et si la condition suivante (ii') (plus forte que (ii)), est satisfaite,

(ii') Il existe une boule  $\bar{B}(z_0, r)$  et une fonction  $\gamma : [t_0, +\infty[ \rightarrow \mathbb{R}$  continue avec  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \gamma(t) = 0$  telles que pour tout  $z_1 \in \bar{B}(z_0, r)$  et  $t \geq t_0$  on a  $\|z(t, (t_0, z_1), \lambda) - z(t, (t_0, z_0), \lambda)\| \leq \gamma(t) \|z_1 - z_0\|$ .

Une solution issue de  $z_0$  est dite *instable* si une solution issue d'un point très voisin  $z_0 + \delta z_0$  s'écarte très rapidement de notre solution.

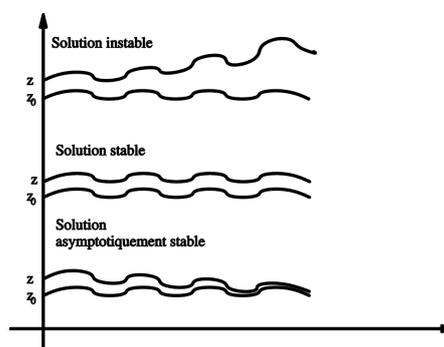


FIG. 7.35: Une solution issue de  $z_0$  d'un système différentiel est dite stable si une solution issue d'un point très voisin  $z_0 + \delta z_0$  ne s'écarte pas beaucoup de notre solution. Cette solution est dite asymptotiquement stable si une solution issue d'un point très voisin  $z_0 + \delta z_0$  ne s'écarte pas beaucoup de notre solution et si elle converge vers celle-ci. Enfin, cette solution est dite instable si une solution issue d'un point très voisin  $z_0 + \delta z_0$  s'écarte très rapidement de notre solution.

### Etude des points singuliers

Considérons alors le système différentiel associé  $\dot{y} = \vec{V}(y)$ . On peut aussi écrire  $\dot{y} = (f_1(y_1, y_2, \dots, y_n), \dots, f_n(y_1, y_2, \dots, y_n))$ . En tout point il ne passe qu'une solution.

Si  $\dot{y}(\bar{x}) = 0$ , alors  $\bar{x}$  est un *point singulier*, aussi appelé *point d'équilibre*, *point fixe* ou *point critique*, du champ de vecteurs et  $x(t) = \bar{x}$  est une solution constante de l'équation différentielle. Ce point critique  $\bar{x} \in \mathbb{R}^n$  est *stable* si  $\forall \epsilon > 0, \exists \delta > 0$  tel que  $(\|x(0) - \bar{x}\| \leq \delta) \Rightarrow (\|x(t) - \bar{x}\| \leq \epsilon)$ . Il est *asymptotiquement stable* s'il existe  $\delta_0$  avec  $0 < \delta_0 < \delta$  tel que  $(\|x(t) - \bar{x}\| \leq \delta_0) \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = \bar{x}$ , alors  $\bar{x}$ . Enfin, si  $\bar{x}$  n'est pas stable, il est *instable*.

Notons que la définition de la stabilité d'un point critique est en fait la même que celle de la stabilité des solutions puisqu'un point critique est une solution constante de l'équation différentielle. On peut donc utiliser le théorème de la stabilité des solutions pour déterminer la stabilité d'un point critique.

En dimension 1 (dans  $\mathbb{R}$ ), si  $x^*$  est un point fixe de l'équation différentielle  $\dot{x} = f(x)$ , alors  $x^*$  *stable* si  $f'(x^*) < 0$ , *non-stable* si  $f'(x^*) > 0$ , *neutre* si  $f'(x^*) = 0$ . Dans le cas où le système est linéaire dans  $\mathbb{R}^2$ . Soit le système différentiel suivant,

$$\frac{dM}{dt} = AM \Leftrightarrow \begin{cases} \dot{x} = ax + by \\ \dot{y} = cx + dy \end{cases} \text{ avec } A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

On suppose que  $\det(A) \neq 0$ , de façon à ce que le champ de vecteurs admette l'origine pour seul point critique. On peut donc classer les systèmes différentiels tels que  $ad -$

$bc \neq 0$  en fonction des valeurs propres de  $A$ . Celles-ci peuvent être réelles ou complexes conjuguées.

### Valeurs propres réelles

1.  $\lambda_1 \neq \lambda_2$

- Si  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont de même signe, alors le point critique est un *noeud impropre*. Il peut être *instable* ( $0 < \lambda_1 < \lambda_2$ ) ou *stable* ( $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$ ). Une représentation de cette situation est représentée sur la figure 7.36.



FIG. 7.36: Noeud impropre instable et Noeud impropre stable

- Si  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont de signes opposés, alors le point critique est appelé *point col* ou *point selle*. Il est toujours *instable* et se représente comme sur la figure 7.37.

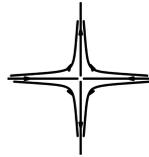


FIG. 7.37: Point col

2.  $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda$

- Si  $A$  est diagonalisable, alors le point critique est un *noeud propre* ou *noeud dégénéré*. Il peut être *instable* ( $0 < \lambda_1 = \lambda_2$ ) ou *stable* ( $\lambda_1 = \lambda_2 < 0$ ). On peut voir ces deux situations représentées sur la figure 7.38.



FIG. 7.38: Noeud propre instable et Noeud propre stable

- Si  $A$  n'est pas diagonalisable, alors le point critique est un *noeud exceptionnel*. Il peut être *instable* ( $\lambda_1 = \lambda_2 > 0$ ) ou *stable* ( $\lambda_1 = \lambda_2 < 0$ ). La représentation géométrique des noeuds exceptionnels est présentée figure 7.39.

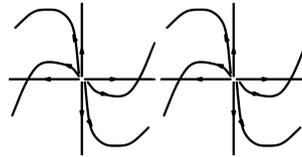


FIG. 7.39: Noeud exceptionnel instable et Noeud exceptionnel stable

### Valeurs propres complexes conjuguées

Notons les valeurs propres  $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$ . Le point singulier est appelé *foyer instable* si  $\alpha > 0$ , *foyer stable* si  $\alpha < 0$  ou encore *centre* si  $\alpha = 0$ . Les représentations géométriques de ces trois cas sont présentées sur la figure 7.40.

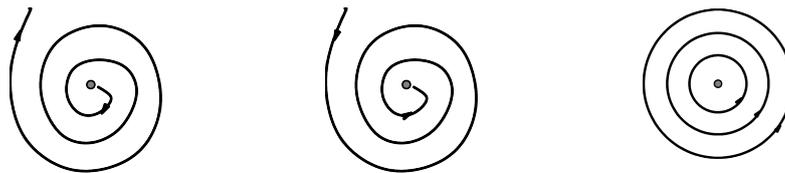


FIG. 7.40: Foyer instable, Foyer stable et Centre

Sur la figure 7.41, toutes les situations précédemment présentées sont représentées en fonction du déterminant et de la trace de la matrice jacobienne au point d'équilibre.

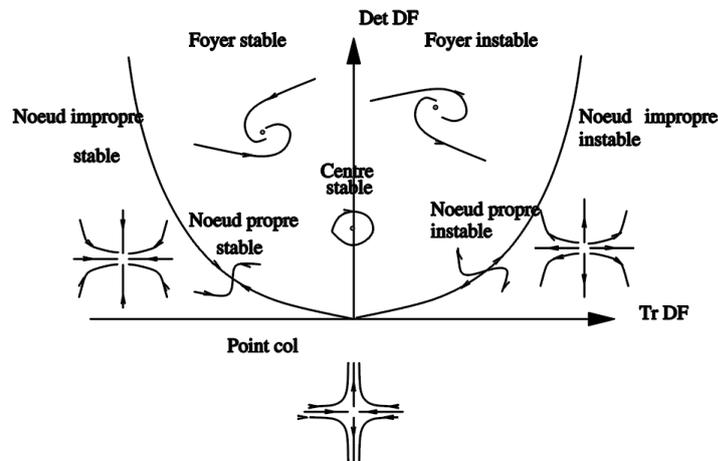


FIG. 7.41: Nature des points singuliers

Par ailleurs, un point d'équilibre est dit *hyperbolique* si  $n_0 = 0$ , c'est à dire si la matrice du système n'admet pas de valeurs propres imaginaires pures.

Afin d'étudier la stabilité locale des points d'équilibre d'un système non-linéaire, on peut, grâce au théorème de Grobman-Hartman, étudier son système linéarisé. En effet, ce théorème nous dit qu'au voisinage d'un point d'équilibre hyperbolique, un système non-linéaire est localement topologiquement équivalent à son système linéarisé.

Toutes ces définitions peuvent être retrouvées, par exemple, dans [18, 41, 76].

### Variétés centrales

Les résultats énoncés précédemment ne nous permettent pas de statuer sur la nature du point d'équilibre lorsque une ou plusieurs valeurs propres de la matrice de la partie linéaire est de partie réelle nulle. Pour étudier ce cas particulier, on fait appel à la théorie des *variétés centrales*.

Commençons donc par définir la notion de *variété*. Soient  $U$  et  $V$  deux ouverts respectivement de  $\mathbb{R}^n$  et  $\mathbb{R}^m$ . Une *variété* de dimension  $m$  est un sous-espace topologique  $X \subset \mathbb{R}^n$  tel que  $\forall p \in X, \exists U \subset \mathbb{R}^n (p \in U), \exists V \subset \mathbb{R}^m$ , tels que l'application  $\Phi : U \cap X \rightarrow V$  soit un difféomorphisme. Tout ouvert de  $\mathbb{R}^n$  est donc une variété de classe  $C^\infty$  de dimension  $n$ .

Afin de définir les *espaces tangents* à une variété, nous choisissons une paramétrisation  $f : U \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^k$  avec  $f$  difféomorphisme de  $U$  vers  $V \cap M$  où  $V$  voisinage de  $p$  dans

$M$  avec  $f(u) = p$ . L'espace tangent à la variété  $M$  en  $p$  est donc défini par,  $T_p(M) = df_u(\mathbb{R}^n) = \text{Im}(df_u)$ . C'est donc l'image de la différentielle de  $f$  en  $u$ . Avec ces notations, si  $\dim(M) = n$  alors  $\forall p \in M$ , on a  $\dim(T_p(M)) = n$ , autrement dit, la variété et son espace tangent sont de même dimension.

Soit  $x_e$  un point fixe du système,

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \quad f \in C^r(U), \quad r \geq 1, \quad U \subseteq \mathbb{R}^n$$

La linéarisation autour de  $x_e$  s'écrit,

$$(7.3) \quad \dot{\xi} = J_f \xi$$

où  $\xi = x - x_e$  et  $J_f$  est la matrice jacobienne.

En effet, on a vu précédemment que l'étude du système différentiel non-linéaire était équivalente à l'étude du système (7.3). De plus, on rappelle,

$$J_f \equiv Df(\bar{x}) = \left[ \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right]_{x=\bar{x}}$$

On remplace  $\xi$  par  $ue^\lambda t$ ,  $ue^\lambda t \in \mathbb{R}^n$ , dans (7.3) et on obtient les équations aux vecteurs propres et aux valeurs propres,

$$\begin{cases} \det(J_f - \lambda I) = 0 \\ J_f u = \lambda u \end{cases}$$

La connaissance des valeurs propres ainsi que celle des vecteurs propres nous permet de définir entièrement les sous-espaces propres associés. Dans le cas général, les valeurs propres peuvent être de partie réelle nulle, positive, ou négative. Ces trois cas définissent respectivement les notions de sous-espaces propres stable, instable et central.

On s'est assuré que le champ de vecteurs  $f$  obéit à  $f(0) = 0$  et que  $f \in C^1(U)$ .

Le système différentiel (7.3) peut donc se réécrire avec  $Df(0) = \text{diag}[C, P, Q]$  en considérant les matrices carrées  $C$ ,  $P$  et  $Q$  correspondant respectivement aux valeurs propres de partie réelle nulle, négative et positive et possédant respectivement  $c$ ,  $s$  et  $u$  valeurs propres,

$$(7.4) \quad \begin{cases} \dot{x} = Cx + F(x, y, z) \\ \dot{y} = Py + G(x, y, z) \\ \dot{z} = Qz + H(x, y, z) \end{cases}$$

avec  $(x, y, z) \in \mathbb{R}^c \times \mathbb{R}^s \times \mathbb{R}^u$ ,  $F(0) = G(0) = H(0) = 0$  et  $DF(0) = DG(0) = DH(0) = 0$ .

Traisons d'abord le cas un peu plus simple où il n'y a pas de valeur propre avec partie réelle positive. Dans ce cas, le théorème de la variété centrale est donné comme suit.

Soient  $(F, G) \in C^r(U)$  avec  $r \geq 1$  et  $\delta > 0$ . Alors il existe une variété stable  $W^s(0)$  dont l'espace tangent est le sous-espace  $E^s$  et une variété centrale  $W^c(0)$  dont l'espace tangent est le sous-espace  $E^c$ . De plus, il existe une fonction  $h$  définissant localement la variété centrale, telle que,

$$W_{loc}^c(0) = \{(x, y) \in \mathbb{R}^c \times \mathbb{R}^s \mid y = h(x) \forall |x| < \delta\}$$

où  $h \in C^r(N_\delta(0))$ ,  $h(0)=0$  et  $Dh(0)=0$  car  $W^c(0)$  est tangent à l'origine au sous espace  $E^c = \{(x, y) \in \mathbb{R}^c \times \mathbb{R}^s \mid y = 0\}$ .

Ainsi, grâce à  $y = h(x)$ , on a  $\dot{y} = Dh(x)\dot{x}$  ce qui permet d'écrire une nouvelle équation à laquelle  $h$  satisfait,

$$(7.5) \quad Dh(x)[Cx + F(x, h(x)) - Ph(x) - G(x, h(x))] = 0$$

Dans la cas général, le théorème de la variété centrale est donné comme suit. Soient  $(F, G, H) \in C^r(U)$  avec  $r \geq 1$  et  $\delta > 0$ . Alors il existe, en plus des variétés centrales et stables, une variété instable  $W^u(0)$  dont l'espace tangent est le sous-espace  $E^u$ .

De plus, il existe des fonctions  $h_1, h_2$  déterminant localement les variétés centrales. Les variétés centrales sont donc définies de la manière suivante,

$$W_{loc}^c(0) = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}^c \times \mathbb{R}^s \times \mathbb{R}^u \mid y = h_1(x), z = h_2(x) \forall |x| < \delta\}$$

avec  $h_1$  et  $h_2 \in C^r(N_\delta)$ , satisfaisant  $h_1(0) = h_2(0) = 0$  et  $Dh_1(0) = Dh_2(0) = 0$  car  $W^c(0)$  est tangent à l'origine au sous-espace  $E^c = \{(x, y, z) \in \mathbb{R}^c \times \mathbb{R}^s \times \mathbb{R}^u \mid y = z = 0\}$ . Ainsi, grâce à  $y = h_1(x)$  et  $z = h_2(x)$ , on a  $\dot{y} = Dh_1(x)\dot{x}$  et  $\dot{z} = Dh_2(x)\dot{x}$  ce qui permet d'écrire un nouveau système d'équations auquel  $h_1$  et  $h_2$  satisfont,

$$(7.6) \quad \begin{cases} Dh_1(x)[Cx + F(x, h_1(x), h_2(x))] - Ph_1(x) - G(x, h_1(x), h_2(x)) = 0 \\ Dh_2(x)[Cx + F(x, h_1(x), h_2(x))] - Qh_2(x) - H(x, h_1(x), h_2(x)) = 0 \end{cases}$$

La figure 7.42 illustre ce théorème.

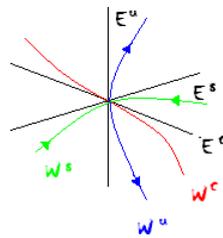


FIG. 7.42: Représentation de la variété stable  $W^s$ , de la variété instable  $W^u$  et de la variété centrale  $W^c$  ainsi que de leurs espaces tangents associés  $E^s$ ,  $E^u$  et  $E^c$ .

Dans la pratique, pour résoudre les systèmes du type de (7.5) et (7.6), on effectue le développement en série de Taylor de  $h$  et par conséquent de  $Dh$  à l'origine. Le type de développement à considérer pour  $h$  sera,

$$h(x) = \sum_{i,j=1}^n a_{2ij} x_i x_j + \sum_{i,j,k=1}^n a_{3ijk} x_i x_j x_k + \dots \quad a_{2ij}, a_{3ijk} \in \mathbb{R}^n,$$

de telle sorte que l'on ait  $h(0) = Dh(0) = 0$ .

On peut alors généraliser les résultats sur la stabilité des points singuliers aux dimensions supérieures. En effet, si l'origine de  $x = 0$  de,

$$\dot{x} = Cx + F(x, h_1(x), h_2(x))$$

est localement asymptotiquement stable (respectivement instable), alors l'origine du problème (7.4) est aussi asymptotiquement stable (respectivement instable).

#### Application (en dimension 2)

Considérons le système suivant,

$$\begin{cases} \dot{x} = x^2 y - x^5 \\ \dot{y} = -y + x^2 \end{cases}$$

On réécrit le système comme suit,

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} x^2 y - x^5 \\ x^2 \end{pmatrix}$$

Puisque la matrice de partie linéaire est déjà diagonale, une simple lecture sur celle-ci nous donne ses valeurs propres qui sont 0 et  $-1$ .

En outre, on pose,

$$\begin{cases} F_1(x, y) = x^2 y - x^5 \\ F_2(x, y) = x^2 \end{cases}$$

les termes de la partie non-linéaire.

On peut alors appliquer le théorème des variétés centrales au système considéré. En effet, on récupère sur la diagonale de la matrice de la partie linéaire, les matrices carrées, ici de dimension 1, correspondant aux valeurs propres de partie réelle nulle et négative. On définit  $h$  par le développement de Taylor suivant au voisinage de  $(0, 0)$ ,

$$h(x) = \sum_{i=2}^j a_i x^i + 0(x^{j+1})$$

Sa différentielle vaut,

$$Dh(x) = \sum_{i=2}^j i a_i x^{i-1} + 0(x^j)$$

La fonction  $h$  satisfait ici l'équation suivante,

$$Dh(x)[0x + F_1(x, h(x))] + h(x) + (-1)F_2(x, h(x)) = 0$$

On remplace  $h(x)$  et  $Dh(x)$  par leur développement de Taylor respectif et l'équation précédente devient,

$$\left( \sum_{i=2}^j i a_i x^{i-1} + 0(x^j) \right) \left[ x^2 \left( \sum_{i=2}^j a_i x^i + 0(x^{j+1}) \right) - x^5 \right] + \sum_{i=2}^j a_i x^i + 0(x^{j+1}) - x^2 = 0$$

Les coefficients de  $x$  et de  $y$  dans le système différentiel nous permettent de fixer la valeur de  $j$  à 3, ainsi on a,

$$\left( \sum_{i=2}^3 i a_i x^{i-1} + 0(x^3) \right) \left[ x^2 \left( \sum_{i=2}^3 a_i x^i + 0(x^4) \right) - x^5 \right] + \sum_{i=2}^3 a_i x^i + 0(x^4) - x^2 = 0$$

Ce qui donne,

$$\left( \sum_{i=2}^3 i a_i x^{i-1} + 0(x^3) \right) \left( \sum_{i=2}^3 a_i x^{i+2} + 0(x^6) - x^5 \right) + \sum_{i=2}^3 a_i x^i + 0(x^4) - x^2 = 0$$

Par conséquent, on a,

$$(2a_2x + 3a_3x^2 + 0(x^3))(a_2x^4 + a_3x^5 + 0(x^6) - x^5) + a_2x^2 + a_3x^3 - x^2 = 0,$$

les autres termes étant négligés à cause de leur trop haut degré.

Enfin, en égalisant les deux polynômes, on a,

$$a_2 = 1, \quad a_3 = 0, \quad a_4 = 0, \quad a_5 = 0$$

On a donc,

$$h(x) = x^2 + 0(x^5)$$

On peut ainsi réécrire l'équation à laquelle  $\dot{x}$  satisfait,

$$\dot{x} = x^2(h(x)) + 0(x^5) = x^4 + 0(x^5),$$

ceci étant valable sur la variété centrale  $W^c(0)$  au voisinage de l'origine. On peut donc réécrire l'équation précédente de la forme suivante,

$$\dot{x} = a_m x^m$$

avec  $a_m = 1$ , et  $m = 4$ , ceci étant valable au voisinage de 0. Par conséquent, grâce au théorème 1.5, le point d'équilibre au voisinage de l'origine est donc qualifiée de *col-noeud*.

**Application (en dimension 3) - Le système de Lorenz**

Considérons le système suivant,

$$\begin{cases} \dot{x} = \sigma(y - x) \\ \dot{y} = -xz + rx - y \\ \dot{z} = xy - bz \end{cases}$$

avec pour paramètres réels  $\sigma = 10$   $r = 1$   $b = 8/3$ .

La jacobienne  $J_0$  au point d'équilibre  $M(0, 0, 0)$  vaut,

$$\begin{pmatrix} -\sigma & \sigma & 0 \\ 1 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & -b \end{pmatrix}$$

Ses valeurs propres sont  $0$ ,  $-(\sigma + 1)$ ,  $-b$  et les vecteurs propres associés à chaque valeur propre sont respectivement,

$$(1, 1, 0)^T, (\sigma, -1, 0)^T, (0, 0, 1)^T.$$

On passe ensuite à la base de vecteurs propres par la transformation de coordonnées,

$$\begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & \sigma & 0 \\ 1 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \\ w \end{pmatrix}$$

avec la transformation inverse,

$$\begin{pmatrix} u \\ v \\ w \end{pmatrix} = \frac{1}{1+\sigma} \begin{pmatrix} 1 & \sigma & 0 \\ 1 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 1+\sigma \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}$$

On réécrit le système de Lorenz dans la base de vecteurs propres,

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \\ \dot{w} \end{pmatrix} = \frac{1}{1+\sigma} \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & -1-\sigma & 0 \\ 0 & 0 & -b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \\ w \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} -\frac{\sigma}{1+\sigma}(u+\sigma v)w \\ \frac{1}{1+\sigma}(u+\sigma v)w \\ (u+\sigma v)(u-v) \end{pmatrix}$$

La variété centrale au voisinage de  $(u, v, w) = (0, 0, 0)$  est donc donnée par,

$$\begin{pmatrix} v \\ w \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} h_1(u) \\ h_2(u) \end{pmatrix}$$

avec,

$$\begin{cases} h_1(u) = a_2 u^2 + 0(u^3) \\ h_2(u) = b_2 u^2 + 0(u^3) \end{cases}$$

$h_1$  et  $h_2$  satisfont le système suivant,

$$\begin{pmatrix} Dh_1 \\ Dh_2 \end{pmatrix} \frac{u + \sigma h_1}{1 + \sigma} (-\sigma h_2) + \begin{pmatrix} (1 + \sigma)h_1 \\ bh_2 \end{pmatrix} - \frac{u + \sigma h_1}{1 + \sigma} \begin{pmatrix} h_2 \\ (1 + \sigma)(u - h_1) \end{pmatrix} = 0$$

Ce qui donne,

$$\begin{pmatrix} \frac{1}{1 + \sigma} [(2a_2 u^2 + 0(|u|^3))(-\sigma b_2 u^2) + (1 + \sigma)^2 a_2 u^2 - (b_2 u^3 + 0(|u|^4))] \\ \frac{1}{1 + \sigma} (2b_2 u^2 + 0(|u|^3))(-\sigma b_2 u^2) + bb_2 u^2 - u^2 + 0(|u|^4) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Par identification, on détermine les coefficients de  $h_1$  et  $h_2$ ,

$$\begin{cases} bb_2 - 1 = 0 \Rightarrow b_2 = 1/b \\ a_2 b_2 = 0 \Rightarrow a_2 = 0 \end{cases}$$

On remplace ces coefficients dans les expressions de  $h_1$  et  $h_2$ ,

$$\begin{cases} h_1(u) = 0 \\ h_2(u) = \frac{1}{b} u^2 + 0(u^3) \end{cases}$$

On peut réinjecter ces deux expressions dans celle de  $\dot{u}$  et on obtient l'expression de  $\dot{u}$  au voisinage de l'origine,

$$\dot{u} = \frac{-\sigma}{b(1 + \sigma)} u^3$$

On se retrouve dans le cas  $\dot{u} = a_m u^m$  avec dans ce cas  $a_m < 0$  et  $m$  impair. C'est donc le théorème 1.5 qui nous permet de conclure sur la nature du point d'équilibre au voisinage de l'origine, qui se révèle être dans ce cas *un point selle* ou *point col*.

## Bifurcation pour les EDO

Considérons un système dynamique qui depend de paramètres. Dans la cas continu, on peut écrire,

$$\dot{x} = f(x, \alpha)$$

où  $x \in \mathbb{R}^n$  et  $\alpha \in \mathbb{R}^m$  sont respectivement les variables de phase et les paramètres. Considérons le portrait de phase du système. Au fur et à mesure que les paramètres varient, le portrait de phase change aussi. Il y a alors deux possibilités : soit le système reste

topologiquement équivalent à celui de départ, soit sa topologie change.

Une *bifurcation* est un changement de la topologie du système lorsque les paramètres passent une valeur de bifurcation (critique). On peut analyser et classer ces bifurcations qui sont l'apparition d'un portrait de phase topologiquement non-équivalent sous la variation de paramètres. On peut distinguer deux grandes catégories de bifurcations. Les bifurcations qui peuvent être détectées dans un voisinage aussi petit que l'on veut de l'équilibre sont dites *locales*. On dit aussi bifurcation des équilibres ou des points fixes. Les bifurcations qui ne peuvent être détectées en regardant un petit voisinage d'un équilibre ou d'un cycle sont dites *globales*. Notons qu'il existe des bifurcations globales dans lesquelles certaines bifurcations locales ont lieu.

Un *diagramme de bifurcation* d'un système dynamique est une stratification de son espace des paramètres induits par l'équivalence topologique, avec les portraits de phase représentatifs de chacune des strates. C'est en fait le résultat de l'analyse qualitative d'un système donné. Il classe de façon condensée tous les comportements possibles du système ainsi que les transitions entre eux (bifurcation) sous les variations de paramètres. En général, un tel diagramme dépend de la région de l'espace des phases considérée.

Dans les cas les plus simples, le portrait paramétrique est composé d'un nombre fini de régions de  $\mathbb{R}^m$ . Dans chacune de ces régions, le portrait de phase est topologiquement équivalent. Ces régions sont séparées par des bornes de bifurcation, qui sont de sous-variétés lisses de  $\mathbb{R}^m$  (i.e. courbes, surfaces...). Ces bornes peuvent se croiser ou se rencontrer. Ces intersections subdivisent les bornes en sous-régions ... Une borne de bifurcation est définie par un objet spécifique (équilibre, cycle etc...) et certaines conditions de bifurcation déterminent le type de bifurcation (Hopf, fold etc...).

Par exemple, une bifurcation Andronov-Hopf d'un équilibre est caractérisée par une condition de bifurcation, qui est la présence d'une paire de valeurs propres imaginaires pures de la matrice jacobienne au point d'équilibre :  $Re \lambda_{1,2} = 0$ . Lorsque cette borne est traversée, une bifurcation a lieu.

La *codimension* d'une bifurcation dans un système est la différence entre la dimension de l'espace des paramètres et la dimension des bornes de bifurcation correspondantes. Autrement dit, la codimension est le nombre de conditions indépendantes nécessaires à l'apparition de bifurcations. Le diagramme de bifurcation d'un système continu, même simple, dans une région bornée sur un plan peut être composé d'un nombre infini de strates. La situation devient plus compliquée pour des systèmes continus multidimensionnels (avec  $n > 3$ ). Dans de tels systèmes, les valeurs de bifurcation peuvent être denses dans certaines régions de paramètre et le portrait paramétrique peut avoir une structure fractale (Cantor) avec certains schémas répétés à des échelles de plus en plus petites à l'infini. Malgré tout, mêmes des connaissances partielles sur un diagramme de bifurcation peuvent donner d'importantes informations sur le comportement du sys-

tème étudié. Heureusement, les diagrammes de bifurcation ne sont pas entièrement chaotiques. Les différentes strates des diagrammes de bifurcations dans les systèmes génériques interagissent entre elles en suivant certaines règles. Cela implique que beaucoup de diagrammes de bifurcations de systèmes semblent très similaires. Il faut alors savoir si deux systèmes ont des diagrammes de bifurcations qualitativement similaires ou équivalents.

De nombreux ouvrages, tels que [16, 32, 51], présentent la théorie des bifurcation.

### Formes normales

Nous nous intéressons, à la théorie des formes normales, qui est un puissant outil théorique d'étude des bifurcations. On considère le problème suivant,

$$\dot{x} = f(x)$$

En isolant la partie linéaire que l'on retrouve en calculant  $Df(0)$ , et la partie non-linéaire du problème, on détermine le problème à étudier,

$$\dot{x} = Df(0)x + F(x)$$

Un changement de base approprié nous permet de réécrire ce problème de la façon suivante,

$$(7.7) \quad \dot{x} = Jx + F_2(x) + 0(|x|^3), \quad F_2(x) = 0(|x|^2), \quad |x| \longrightarrow 0$$

où  $J$  est la forme de Jordan associée.

La théorie des formes normales est basée sur le changement de coordonnées suivant,

$$(7.8) \quad x = y + h(y), \quad h(y) = 0(|y|^2), \quad |y| \longrightarrow 0$$

On applique le changement de coordonnées (7.8) au système (7.7) et on obtient,

$$(I + Dh(y))\dot{y} = Jy + Jh(y) + F_2(y) + 0(|y|^3)$$

Pour isoler  $\dot{y}$ , on multiplie par,

$$(I + Dh(y))^{-1} = (I - Dh(y)) + 0(|y|^2), \quad |y| \longrightarrow 0$$

On obtient donc le système suivant,

$$\dot{y} = Jy + Jh(y) - Dh(y)Jy + F_2(y) + 0(|y|^3), \quad |y| \longrightarrow 0$$

qui revient au système suivant,

$$(7.9) \quad \dot{y} = Jy + \tilde{F}_2(y) + 0(|y|^3), \quad |y| \longrightarrow 0$$

en posant,

$$\tilde{F}_2(y) = Jh_2(y) - Dh_2(y)Jy + F_2(y)$$

avec  $h(y) = h_2(y) + O(|y|^3)$ ,  $|y| \rightarrow 0$ .

Le système (7.9) peut se simplifier de deux façons. En effet, on peut soit éliminer  $\tilde{F}_2(y)$  totalement, soit simplifier au maximum  $\tilde{F}_2(y)$  afin de le rendre aussi simple que possible. Les conditions du problème nous permettront bien-sûr de trancher sur le cas à prendre en compte. On discutera sur des exemples de l'existence de ces deux cas.

Explicitons cela sur un exemple simple. Soit le système différentiel suivant,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_2 + ax_1^2 \\ \dot{x}_2 = x_1^2 + ex_1x_2 + x_1^3 \end{cases}$$

La partie linéaire de ce système différentiel est déjà sous forme de Jordan,

$$J = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

On reconnaît aussi la fonction  $F_2$ , qui vaut ici,

$$\begin{pmatrix} ax_1^2 \\ x_1^2 + ex_1x_2 \end{pmatrix}$$

On retombe bien sur un problème de la forme suivante,

$$\dot{x} = Jx + F_2(x) + O(|x|^3)$$

En effectuant le changement de coordonnées (7.8), on obtient le système différentiel suivant,

$$\dot{y} = Jy + \tilde{F}_2(y) + O(|y|^3)$$

avec les notations de (7.9).

De la même manière, on pose  $h_2$  qui vaut,

$$(7.10) \quad \begin{pmatrix} a_{20}y_1^2 + a_{11}y_1y_2 + a_{02}y_2^2 \\ b_{20}y_1^2 + b_{11}y_1y_2 + b_{02}y_2^2 \end{pmatrix}$$

On substitue  $h_2$  à  $h$  et on obtient  $\tilde{F}_2$  de la forme suivante,

$$\begin{pmatrix} b_{20}y_1^2 + (b_{11} - 2a_{20})y_1y_2 + (b_{02} - a_{11})y_2^2 + ay_1^2 \\ -2b_{20}y_1y_2 - b_{11}y_2^2 + y_1^2 + ey_1y_2 \end{pmatrix}$$

On peut simplifier ceci en posant,

$$\begin{cases} b_{20} = -a \\ a_{ij} = b_{ij} = 0 \end{cases}$$

Et on obtient une forme plus simplifiée pour  $\tilde{F}_2$ ,

$$\begin{pmatrix} 0 \\ y_1^2 + (e + 2a)y_1y_2 \end{pmatrix}$$

Aussi simple que  $\tilde{F}_2$  puisse être, on s'aperçoit que simplifier sa première coordonnée nous empêche de simplifier la seconde.

On peut par conséquent généraliser le procédé de changement de coordonnées au problème suivant,

$$\dot{x} = Jx + F(x)$$

On réécrit le système ci-dessus en faisant apparaître des éléments de  $H_2$  et  $H_3$ ,

$$(7.11) \quad \dot{x} = Jx + F_2(x) + F_3(x) + 0(|x|^4), \quad |x| \rightarrow 0$$

$F_2$  et  $F_3$  étant des éléments de  $H_2$  et  $H_3$ .

$H_k$  est l'espace des champs de vecteurs dont les coefficients sont des polynômes homogènes de degré  $k$ .

En appliquant le changement de coordonnées (7.8), on peut simplifier le système (7.11) en,

$$\dot{x} = Jx + \tilde{F}_2(x) + \hat{F}_3(x) + 0(|x|^4), \quad |x| \rightarrow 0$$

avec  $\tilde{F}_2 \in G_2$  et  $\hat{F}_3 \in H_3$ .

On applique à nouveau le changement de coordonnées (7.8) avec  $h(x) = h_3(x) \in H_3$  afin d'obtenir le système différentiel suivant,

$$\dot{x} = Jx + \tilde{F}_2(x) + \tilde{F}_3(x) + 0(|x|^4), \quad |x| \rightarrow 0$$

avec  $\tilde{F}_2 \in G_2$  et  $\tilde{F}_3 \in G_3$ .

On obtient donc une forme normale de degré 3.

Si on avait souhaité une forme normale de degré supérieur, on aurait appliqué le changement de coordonnées (7.8) une fois de plus.

Enfin, nous énoncerons le théorème des formes normales. Soit  $\dot{x} = f(x)$  un système d'équations différentiables de classe  $C^r$  avec  $f(0) = 0$  et  $L = Df(0)x$  la partie linéaire du système différentiel.  $L$  induit une application  $ad L$  sur  $H_k$  l'espace de champs de vecteurs linéaires dont les coordonnées sont des polynômes de degré  $k$ . L'application  $ad L$  étant définie par,

$$ad L(Y) = [Y, L] = DL.Y - DY.L$$

On complète par  $G_k$ ,  $ad L(H_k)$  tel que,

$$H_k = ad L(H_k) + G_k.$$

Ainsi, il existe un changement analytique de coordonnées au voisinage de l'origine qui transforme le système  $\dot{x} = f(x)$  en  $\dot{y} = g(y) = g^{(1)}(y) + g^{(2)}(y) + \dots + g^{(r)}(y) + R_r$  avec  $L = g^{(1)}(y)$  et  $g^{(k)} \in G^k \forall 2 \leq k \leq r$  et  $R_r = 0(|y|^r)$ .

La preuve de ce théorème repose sur la construction du système différentiel  $\dot{y} = g(y)$  terme à terme. On le construit par récurrence.

On suppose que les termes de degré inférieur à  $s$  restent dans le sous-espace complémentaire  $G_i$ ,  $2 \leq i < s$ .

On introduit alors le changement de coordonnées suivant,

$$(7.12) \quad x = H(y) = y + h(y),$$

où  $h$  est un champ de vecteur de même dimension que  $y$  dont les coordonnées sont des polynômes homogènes dont les coefficients restent à déterminer.

La substitution (7.12) nous amène à l'équation,

$$(I + Dh(y))\dot{y} = f^{(1)}(y) + f^{(2)}(y) + \dots + f^{(s)}(y) + Df(0)h(y) + 0(|y|^s)$$

Les termes de degré inférieur à  $s$  sont inchangés par cette transformation, tandis que les nouveaux termes de degré  $s$  sont,

$$f^{(s)} + DL.h(y) - Dh(y)L = f^{(s)} + adL(h(y))$$

où  $L(y) = f^{(1)}(y)$ .

Un bon choix de  $h$  assurera que  $f^{(s)} + ad L(h(y))$  soit dans  $G_s$  comme voulu.

Ayant maintenant mis en place la théorie sur les formes normales, nous pouvons traiter deux exemples afin d'illustrer cette notion.

### Application (en dimension 2)

Considérons le système suivant,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1^2 y - x_1^5 \\ \dot{x}_2 = -x_2 + x_1^2 \end{cases}$$

Ayant déjà appliqué le théorème des variétés centrales au système ci-dessus, on met en pratique dans cette partie le théorème des formes normales. On peut réécrire ce système,

$$\begin{pmatrix} \dot{x}_1 \\ \dot{x}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 \\ x_1^2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} x_1^2 x_2 \\ 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} -x_1^5 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Ce système est équivalent à,

$$\dot{X} = JX + F_2(X) + F_3(X) + F_5(X) + 0(|X|^6)$$

avec,

$$J = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \text{ et } X = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}$$

On remarque par ailleurs, que,

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ -y \end{pmatrix} \forall (x, y) \in \mathbb{R}^2.$$

Le terme non-linéaire de plus haut degré étant  $F_5$ , c'est-à-dire un terme de degré 5, nous devons envisager d'effectuer le changement de coordonnées (7.8) trois fois.

Nous nous contenterons de deux fois, en considérant le système suivant,

$$\dot{X} = JX + F_2(X) + F_3(X) + 0(|X|^4)$$

On effectue le premier changement de coordonnées pour obtenir la forme normale de degré 2, une deuxième étape avec un changement de coordonnées similaire nous permettant d'arriver à la forme normale de degré 3 escomptée.

On pose donc,

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} a_1 y_1^2 + a_2 y_1 y_2 + a_3 y_2^2 \\ b_1 y_1^2 + b_2 y_1 y_2 + b_3 y_2^2 \end{pmatrix}$$

Nous procédons maintenant au calcul de  $L_J[h_2(Y)]$ ,

On a d'un côté,

$$Jh_2(Y) = \begin{pmatrix} 0 \\ -b_1 y_1^2 - b_2 y_1 y_2 - b_3 y_2^2 \end{pmatrix}$$

Et de l'autre,

$$Dh_2(Y)JY = \begin{pmatrix} 2a_1 y_1 + a_2 y_2 & 2a_3 y_2 + a_2 y_1 \\ 2b_1 y_1 + b_2 y_2 & 2a_3 y_2 + b_2 y_1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix}$$

Ce qui donne,

$$-Dh_2(Y)JY = \begin{pmatrix} 2a_3 y_2^2 + a_2 y_1 y_2 \\ 2a_3 y_2^2 + b_2 y_1 y_2 \end{pmatrix}$$

Et finalement,

$$L_J[h_2(Y)] = \begin{pmatrix} 2a_3 y_2^2 + a_2 y_1 y_2 \\ (2a_3 - b_3) y_2^2 - b_1 y_1^2 \end{pmatrix}$$

En respectant les notations de la partie 3.1, on a donc,

$$\tilde{F}_2(Y) = L_J[h_2(Y)] + F_2(Y)$$

ce qui nous donne ici,

$$\tilde{F}_2(Y) = \begin{pmatrix} 2a_3y_2^2 + a_2y_1y_2 \\ (2a_3 - b_3)y_2^2 - b_1y_1^2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 \\ y_1^2 \end{pmatrix}$$

On a donc déjà effectué la moitié du travail, le système étant devenu,

$$\dot{Y} = JY + \tilde{F}_2(Y) + \hat{F}_3(Y) + 0(|Y|^4)$$

On effectue le second changement de coordonnées pour obtenir la forme normale de degré trois.

On pose donc,

$$\begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} z_1 \\ z_2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} c_1z_1^3 + c_2z_1^2z_2 + c_3z_1z_2^2 + c_4z_2^3 \\ d_1z_1^3 + d_2z_1^2z_2 + d_3z_1z_2^2 + d_4z_2^3 \end{pmatrix}$$

En notant,

$$Z = \begin{pmatrix} z_1 \\ z_2 \end{pmatrix} \text{ et } h_3(Z) = \begin{pmatrix} c_1z_1^3 + c_2z_1^2z_2 + c_3z_1z_2^2 + c_4z_2^3 \\ d_1z_1^3 + d_2z_1^2z_2 + d_3z_1z_2^2 + d_4z_2^3 \end{pmatrix}$$

Nous procédons maintenant au calcul de  $L_J[h_3(Z)]$ ,

On a d'un côté,

$$Jh_3(Z) = \begin{pmatrix} 0 \\ -d_1z_1^3 - d_2z_1^2z_2 - d_3z_1z_2^2 - d_4z_2^3 \end{pmatrix}$$

Et de l'autre,

$$Dh_3(Z)JZ = \begin{pmatrix} 3c_1z_1^2 + 2c_2z_1z_2 + c_3z_2^2 & 3c_4z_2^2 + 2c_3z_1z_2 + c_2z_1^2 \\ 3d_1z_1^2 + 2d_2z_1z_2 + d_3z_2^2 & 3d_4z_2^2 + 2d_3z_1z_2 + d_2z_1^2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} z_1 \\ z_2 \end{pmatrix}$$

Ce qui donne,

$$-Dh_3(Z)JZ = \begin{pmatrix} 3c_4z_2^3 + 2c_3z_1z_2^2 + c_2z_1^2z_2 \\ 3d_4z_2^3 + 2d_3z_1z_2^2 + d_2z_1^2z_2 \end{pmatrix}$$

Finalement, on obtient,

$$L_J[h_3(Z)] = \begin{pmatrix} 3c_4z_2^3 + 2c_3z_1z_2^2 + c_2z_1^2z_2 \\ 2d_4z_2^3 + d_3z_1z_2^2 - d_1z_1^3 \end{pmatrix}$$

En respectant les notations de la partie 3.1, on a donc,

$$\tilde{F}_3(Z) = L_J[h_3(Z)] + \hat{F}_3(Z)$$

ce qui nous donne ici,

$$\tilde{F}_3(Z) = \begin{pmatrix} 3c_4z_2^3 + 2c_3z_1z_2^2 + c_2z_1^2z_2 \\ 2d_4z_2^3 + d_3z_1z_2^2 - d_1z_1^3 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} z_1^2z_2 \\ 0 \end{pmatrix}$$

On a donc maintenant l'expression du système différentiel avec les formes normales telle que,

$$\dot{Z} = JZ + \tilde{F}_2(Z) + \tilde{F}_3(Z) + o(|Z|^4)$$

Afin de conclure avec cette application, on doit essayer de simplifier le plus possible les expressions de  $\tilde{F}_2$  et  $\tilde{F}_3$ , l'idéal étant de les rendre égaux à 0.

### Application (en dimension 3) - Le système de Lorenz

Nous avons déjà appliqué la théorie des variétés centrales au système différentiel de Lorenz. Dans cette partie, on essaiera de mettre à profit la théorie sur les formes normales en l'appliquant au système de Lorenz.

Rappelons le système de Lorenz,

$$\begin{cases} \dot{x} = \sigma(y - x) \\ \dot{y} = -xz + rx - y \\ \dot{z} = xy - bz \end{cases}$$

avec pour paramètres réels  $\sigma = 10$   $r = 1$   $b = 8/3$

La jacobienne  $J_0$  au point d'équilibre  $M(0, 0, 0)$  valant,

$$\begin{pmatrix} -\sigma & \sigma & 0 \\ 1 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & -b \end{pmatrix}$$

On reprend le changement de base effectué en 2.3.2 et on réécrit le système comme dans la partie 2.3.2,

$$\begin{pmatrix} \dot{u}_1 \\ \dot{u}_2 \\ \dot{u}_3 \end{pmatrix} = \frac{1}{1+\sigma} \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & -1-\sigma & 0 \\ 0 & 0 & -b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} -\frac{\sigma}{1+\sigma}(u_1 + \sigma u_2)u_3 \\ \frac{1}{1+\sigma}(u_1 + \sigma u_2)u_3 \\ (u_1 + \sigma u_2)(u_1 - u_2) \end{pmatrix}$$

Le système différentiel est donc maintenant sous la forme désirée c'est à dire,

$$\dot{U} = JU + F(U)$$

avec  $U = (u_1, u_2, u_3)^T$  et par conséquent  $F(U)$  la partie non-linéaire du système différentiel.

Comme on l'a vu dans la théorie dans la partie 3.1, la transformation du problème sous forme de formes normales du degré désiré est basé sur le changement de coordonnées (7.8) écrit ici de la façon suivante,

$$U = V + h_2(V)$$

avec  $V = (v_1, v_2, v_3)^T$  et  $h_2(V)$  tel que,

$$\begin{pmatrix} a_{200}v_1^2 + a_{110}v_1v_2 + a_{011}v_2v_3 + a_{101}v_1v_3 + a_{020}v_2^2 + a_{002}v_3^2 \\ b_{200}v_1^2 + b_{110}v_1v_2 + b_{011}v_2v_3 + b_{101}v_1v_3 + b_{020}v_2^2 + b_{002}v_3^2 \\ c_{200}v_1^2 + c_{110}v_1v_2 + c_{011}v_2v_3 + c_{101}v_1v_3 + c_{020}v_2^2 + c_{002}v_3^2 \end{pmatrix}$$

Comme on l'a vu dans la théorie en 3.1, on doit calculer  $L_J[h_2(V)]$  qui vaut ici,

$$Jh_2(V) - Dh_2(V)JV$$

Explicitons cette quantité, en calculant membre par membre,

$$Jh_2(V) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & -1 - \sigma & 0 \\ 0 & 0 & -b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} h_{2,1}(v_1, v_2, v_3) \\ h_{2,2}(v_1, v_2, v_3) \\ h_{2,3}(v_1, v_2, v_3) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ (-1 - \sigma)h_{2,2}(v_1, v_2, v_3) \\ (-b)h_{2,3}(v_1, v_2, v_3) \end{pmatrix}$$

Et,

$$-Dh_2(V)JV = \begin{pmatrix} \frac{\partial h_{2,1}}{\partial v_1} & \frac{\partial h_{2,1}}{\partial v_2} & \frac{\partial h_{2,1}}{\partial v_3} \\ \frac{\partial h_{2,2}}{\partial v_1} & \frac{\partial h_{2,2}}{\partial v_2} & \frac{\partial h_{2,2}}{\partial v_3} \\ \frac{\partial h_{2,3}}{\partial v_1} & \frac{\partial h_{2,3}}{\partial v_2} & \frac{\partial h_{2,3}}{\partial v_3} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 + \sigma & 0 \\ 0 & 0 & b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ (1 + \sigma) \frac{\partial h_{2,2}}{\partial v_2} v_2 \\ b \left( \frac{\partial h_{2,3}}{\partial v_3} v_3 \right) \end{pmatrix}$$

Finalement,

$$L_J[h_2(V)] = \begin{pmatrix} 0 \\ (1 + \sigma) \left[ \frac{\partial h_{2,2}}{\partial v_2} v_2 - h_{2,2}(v_1, v_2, v_3) \right] \\ b \left[ \frac{\partial h_{2,3}}{\partial v_3} v_3 - h_{2,3}(v_1, v_2, v_3) \right] \end{pmatrix}$$

Revenons au système différentiel,

$$\dot{U} = JU + F(U)$$

avec  $F(U)$ , la partie non-linéaire du système différentiel.

Celle-ci se décompose en plusieurs termes correspondant à un degré différent. Ainsi on

peut réécrire le système différentiel de la même manière que dans la partie 3.1 c'est-à-dire,

$$\dot{U} = JU + F_2(U) + O(|U|^3)$$

avec  $F_2(U)$  tel que,

$$\begin{pmatrix} -\frac{\sigma}{1+\sigma}(u_1 + \sigma u_2)u_3 \\ \frac{\sigma}{1+\sigma}(u_1 + \sigma u_2)u_3 \\ (u_1 + \sigma u_2)(u_1 - u_2) \end{pmatrix}$$

En gardant les mêmes notations que dans la partie 3.1, on est maintenant capable d'explicitier  $\tilde{F}_2(V)$ ,

$$\tilde{F}_2(V) = \begin{pmatrix} 0 \\ (1+\sigma) \left[ \frac{\partial h_{2,2}}{\partial v_2} v_2 - h_{2,2}(v_1, v_2, v_3) \right] \\ b \left[ \frac{\partial h_{2,3}}{\partial v_3} v_3 - h_{2,3}(v_1, v_2, v_3) \right] \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} -\frac{\sigma}{1+\sigma}(v_1 + \sigma v_2)v_3 \\ \frac{1}{1+\sigma}(v_1 + \sigma v_2)v_3 \\ (v_1 + \sigma v_2)(v_1 - v_2) \end{pmatrix}$$

Explicitons surtout son premier terme  $L_J[h_2(V)]$ , ce qui nous permettra d'avoir une meilleure expression afin de simplifier l'expression de  $\tilde{F}_2(V)$ .

$L_J[h_2(V)]$  vaut donc de manière plus précise,

$$\begin{pmatrix} 0 \\ (1+\sigma)(b_{020}v_2^2 - b_{200}v_1^2 - b_{101}v_1v_3 - b_{002}v_3^2) \\ b(c_{002}v_3^2 - c_{020}v_2^2 - c_{110}v_1v_2 - c_{200}v_1^2) \end{pmatrix}$$

On choisit les coefficients de  $h_2$  tels que,

$$\begin{cases} b_{101} = \frac{1}{1+\sigma} \\ b_{200} = b_{101} = b_{002} = b_{020} = c_{002} = 0 \\ c_{020} = \frac{\sigma-1}{b}, c_{200} = \frac{1}{b}, c_{020} = \frac{\sigma}{b} \end{cases}$$

les autres étant arbitraires puisqu'ils n'apparaissent pas dans l'expression de  $L_J[h_2(V)]$ . On peut donc réécrire l'expression de la forme normale de degré 2 relative au système de Lorenz,

$$\tilde{F}_2(V) = \begin{pmatrix} -\frac{\sigma}{1+\sigma}(v_1v_3 + \sigma v_2v_3) \\ \frac{\sigma}{1+\sigma}v_2v_3 \\ 0 \end{pmatrix}$$

### Quelques bifurcations

#### Bifurcation Pli (Fold, Saddle-Node, Tangente, ...)

Considérons une EDO

$$\frac{dx}{dt} = f(x, c) \quad (BF7)$$

admettons un point non-hyperbolique en  $x = \dot{x}$ ,  $c = \dot{c}$ .

Si  $\frac{dx}{dt} = f(x, c)$  admet un point fixe  $(x^*, c^*)$  vérifiant

$$\frac{\partial f}{\partial x}(x^*, c^*) = 0 \text{ et } \frac{\partial f}{\partial c}(x^*, c^*) = 0$$

alors au voisinage de  $(x^*, c^*)$ , l'équation est localement équivalente à l'une des formes normales suivantes,

$$\frac{d\eta}{dt} = \pm\mu \pm \eta^2$$

et une bifurcation col-noeud (ou tangente, ou fold) survient.

Remarquons que le signe de  $\mu$  est le même que celui de  $\frac{\partial f}{\partial c}$  et que le signe de  $\eta$  est le même que celui de  $\frac{\partial^2 f}{\partial c^2}$ . On peut voir les diagrammes de bifurcations correspondants sur la figure 7.43.

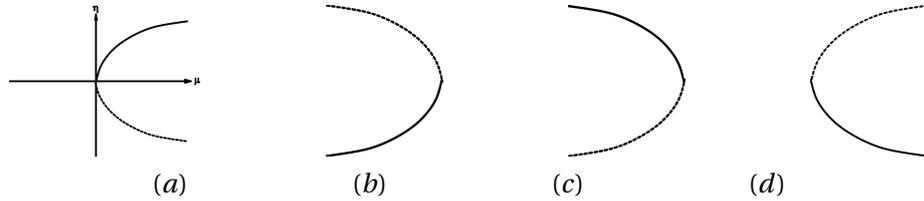


FIG. 7.43: Diagrammes de bifurcations suivant la forme normale (a)  $\frac{d\eta}{dt} = \mu - \eta^2$ ,

(b)  $\frac{d\eta}{dt} = \mu + \eta^2$ , (c)  $\frac{d\eta}{dt} = -\mu - \eta^2$ , (d)  $\frac{d\eta}{dt} = -\mu + \eta^2$ ,

#### Bifurcation Transcritique

Si l'EDO

$$\frac{dx}{dt} = f(x, c) = xg(x, c)$$

admet un point d'équilibre non-hyperbolique en  $x = 0$  et  $c = 0$ ,  $g(0, 0) = 0$  et  $\frac{\partial g}{\partial c}(0, 0) \neq 0$ ,

$$\frac{\partial g}{\partial x}(0, 0) \neq 0,$$

alors au voisinage de  $(0, 0)$ , l'équation est localement équivalente à l'une des formes normales,

$$\frac{d\eta}{dt} = \pm\mu\eta \pm \eta^2$$

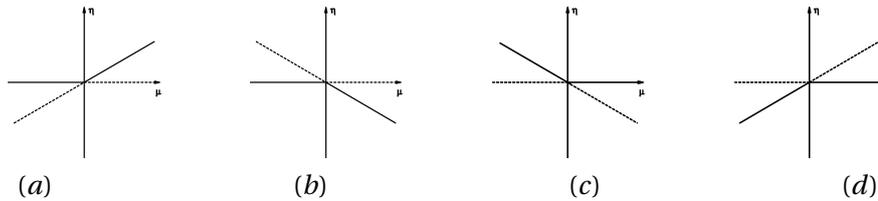


FIG. 7.44: Diagrammes de bifurcations suivant la forme normale (a)  $\dot{\eta} = \eta(\mu - \eta)$ , (b)  $\dot{\eta} = \eta(\mu + \eta)$ , (c)  $\dot{\eta} = \eta(-\mu - \eta)$ , (d)  $\dot{\eta} = \eta(-\mu + \eta)$

### Bifurcation fourche

Considérons l'EDO

$$\frac{dx}{dt} = f(x, c)$$

telle que  $f(-x, c) = -f(x, c)$  pour tout  $c$  voisin de  $c = 0$ . Si cette équation admet un point non-hyperbolique en  $x = 0$  et  $c = 0$  :

$$\frac{\partial f}{\partial x}(0, 0) = 0$$

et si  $\frac{\partial^2 f}{\partial x \partial c}(0, 0) \neq 0$  et  $\frac{\partial^3 f}{\partial x^3}(0, 0) \neq 0$ , alors, au voisinage de  $(0, 0)$ , cette équation est localement équivalente à :

$$\frac{d\eta}{dt} = \eta(\pm\mu \pm \eta^2)$$

et une bifurcation fourche survient.

Notons que le signe de  $\mu$  est le même que celui de  $\frac{\partial^2 f}{\partial x \partial c}$  et le signe de  $\eta^2$  est le même que celui de  $\frac{\partial^3 f}{\partial x^3}$ .

Remarquons que la stabilité de l'équilibre au seuil de bifurcation détermine celle des 2 nouvelles solutions. Dans le cas où l'équilibre en  $x \neq 0$  est stable, la bifurcation fourche est dite supercritique. Dans le cas où l'équilibre en  $x \neq 0$  est instable, la bifurcation fourche est dite sous-critique.

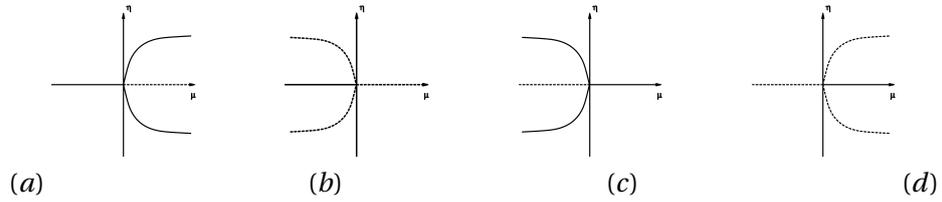


FIG. 7.45: Diagrammes de bifurcations suivant la forme normale (a)  $\dot{\eta} = \eta(\mu - \eta^2)$ , (b)  $\dot{\eta} = \eta(\mu + \eta^2)$ , (c)  $\dot{\eta} = \eta(-\mu - \eta^2)$ , (d)  $\dot{\eta} = \eta(-\mu + \eta^2)$

### Bifurcation de Hopf

Soit l'EDO

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, c) \\ \dot{y} = g(x, y, c) \end{cases}$$

ayant un point d'équilibre non-hyperbolique en  $x = y = 0$  et  $c = 0$ , tel que les valeurs propres de la matrice jacobienne en ce point vérifient,

$$\lambda = \alpha(c) \pm i\beta(c) \neq 0 \text{ et } \alpha(0) = 0$$

Alors si,

$$\frac{\partial \alpha}{\partial c}(0) \neq 0, \beta(0) \neq 0 \text{ et } \alpha(c) \neq 0 \text{ pour } c \neq 0$$

il existe un changement de coordonnées qui transforme ce système en la forme normale :

$$(*) \begin{cases} \dot{r} = \pm \gamma r \pm r^3 \\ \dot{\theta} = 1 \end{cases}$$

et une bifurcation dite de Hopf survient.

Notons que le signe de  $\pm \gamma$  est le même que celui de  $\frac{\partial \alpha}{\partial c}(0)$  et que le signe de  $\pm r^3$  est le même que celui de  $\alpha(c)$ . Par ailleurs, la stabilité du point d'équilibre de bifurcation détermine celle du cycle limite survenant par cette bifurcation (si le point d'équilibre en  $\gamma = 0$  est stable, alors le cycle limite l'est aussi, et vice-versa). Si le cycle limite est stable, on dit que la bifurcation est supercritique. Si le cycle limite est instable, on dit que la bifurcation est sous-critique. Cette forme normale (\*) s'écrit en coordonnées cartésiennes :

$$\begin{cases} \dot{x} = -y + x(\pm \gamma \pm (x^2 + y^2)) \\ \dot{y} = x + y(\pm \gamma \pm (x^2 + y^2)) \end{cases}$$



FIG. 7.46: (a)  $\dot{r} = \gamma r - r^3$ , (b)  $\dot{r} = -\gamma r + r^3$



FIG. 7.47: (a)  $\dot{r} = \gamma r + r^3$ , (b)  $\dot{r} = -\gamma r - r^3$

Dans [35], les auteurs proposent une étude théorique de la bifurcation de Hopf et présentent des applications.



## QUELQUES BIOGRAPHIES

### Jules Henri Poincaré (1854-1912)



FIG. 7.48: Jules Henri Poincaré.

Jules Henri Poincaré est un mathématicien de la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle et du début du XX<sup>ème</sup> siècle, aussi connu des physiciens pour ses études sur la stabilité du système solaire, que des cercles philosophiques pour ses réflexions sur les fondements des sciences.

Né le 29 avril 1854 à Nancy d'un père neurologue et professeur à la faculté de Médecine, il est le cousin de Raymond, qui sera Président de la République de 1913 à 1920. Il a fait de brillantes études, plusieurs fois premier prix au Concours Général, bachelier ès lettres et bachelier ès sciences, il entre ensuite à l'Ecole Polytechnique. Sorti ingénieur des Mines, Poincaré se consacre à la rédaction d'une thèse de doctorat qu'il défend le 1er octobre 1879.

Le 20 avril 1881, Henri épouse Louise Poulain d'Andecy, avec qui il aura 3 filles et un fils. Le couple s'établit à Paris car Henri vient d'être nommé maître de conférences à la Sorbonne. C'est le début d'une intense activité scientifique pour Poincaré. En 30 ans, il publie une trentaine de volumes et près de 500 notes, articles ou longs mémoires. Ses travaux changeront le paysage mathématique de son époque. Il révolutionne notamment l'étude des équations différentielles par ses études qualitatives de solutions.

C'est en 1889 que le nom d'Henri Poincaré devient vraiment connu. Il reçoit en effet le prix du roi Oscar pour un brillant mémoire sur le problème des 3 corps. Le roi Oscar, roi de Norvège et de Suède est un passionné de mathématiques. Il décide d'offrir un prix de 2500 couronnes à une "découverte importante dans le domaine de l'analyse mathématique supérieure". Le jury est composé de Weierstrass, Mittag-Lefflet, Hermite et c'est le mémoire de Poincaré qui les impressionne le plus. Pourtant, il comportait une erreur que le jeune mathématicien Phrägmen détecte alors qu'il prépare le manuscrit pour l'imprimeur. Cette erreur obligera Poincaré à procéder à de profonds remaniements dans son mémoire et aussi à rembourser les frais d'impression du premier mémoire, une somme supérieure de quelques mille couronnes au prix qu'il avait reçu. Mais comme souvent en mathématiques, les erreurs sont fécondes et celle-ci permit à Poincaré d'ouvrir la porte de la théorie du chaos.

Poincaré était également un philosophe des sciences reconnu. Dans "La Science et l'hypothèse", publié en 1902, il affirme le rôle essentiel du principe de récurrence. Plus tard, il interviendra dans la crise des fondements des mathématiques, s'opposant aux idées de Hilbert et de Russell. Le 28 juin 1909, il entre à l'Académie Française, privilège rare pour un scientifique. Il décède le 17 juillet 1912 d'une hypertrophie de la prostate.

## Aleksandr Mikhailovich Lyapunov (1857-1918)

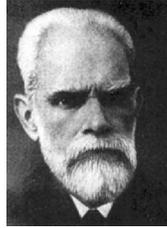


FIG. 7.49: Aleksandr Mikhailovich Lyapunov.

Aleksandr Mikhailovitch Lyapunov est un mathématicien russe né le 6 juin 1857 à Yaroslavl. Il commence ses études à domicile, où un de ses oncles le prépara avec sa cousine, Natalia Rafailovna Sechenov, à l'entrée au Gymnasium. Natalia et Aleksandr se marièrent quelques années plus tard quand il eut 29 ans.

En 1870, Lyapunov intègre le Gymnasium de Nizhny Novgorod, dont il sort diplômé en 1876. Il entre ensuite à la faculté de Physique et de Mathématique de Saint-Petersbourg où il suit les enseignements de Pafnouti Tchebychev. Lyapunov obtient son diplôme en 1880 et décide de rester à Saint-Petersbourg pour continuer ses recherches. En 1881, il publie ses deux premiers articles sur l'hydrostatique. Dans les années qui suivent, Tchebychev pose une question à Lyapunov sur la forme d'équilibre des liquides en rotation qui restera le fil conducteur de ses recherches pendant de nombreuses années. Il présente un mémoire sur ce sujet à l'Université de St-Petersbourg en 1884. Il est ensuite nommé à l'Université de Kharkov pour y enseigner la mécanique et continuer ses recherches en thèse de doctorat qu'il défend à l'Université de Moscou le 12 octobre 1892. Cette thèse, d'une importance essentielle pour tous les problèmes d'équilibre et de stabilité lui value le titre de docteur. L'année suivante il est nommé professeur de l'Université de Kharkov, où il reste jusqu'en 1902. Il joue un rôle majeur dans la Société Mathématique de Kharkov, dont il fut vice-président de 1891 à 1898, puis président de 1899 jusqu'à son départ de Kharkov, en 1902.

En 1901, Lyapunov est élu à l'Académie des Sciences Russe à St-Petersbourg. Dans beaucoup d'articles qui paraîtront jusqu'après sa mort, il développe la théorie des formes d'équilibre d'un fluide lourd en rotation. En 1917, Lyapunov quitte St-Petersbourg pour un poste à Odessa, sur les côtes de la mer Noire. Il enseigne à l'Université, mais au printemps de 1918, la santé de sa femme commence à se dégrader rapidement. Natalia Rafailovna souffre d'une tuberculose et Lyapunov est très atteint par les problèmes de santé de sa femme. Elle décède le 31 octobre 1918 et Lyapunov se suicide par balle le même jour. Il mourra à l'hôpital trois jours plus tard.

## Eberhard Hopf (1902-1983)



FIG. 7.50: *Eberhard Hopf.*

Eberhard Frederick Ferdinand Hopf est né le 4 avril 1902 à Salzburg en Autriche et est décédé le 24 juillet 1983 à Bloomington dans l'Indiana. Mathématicien et astronome, il est l'un des pères de la théorie ergodique et de la théorie des bifurcations. Il a également beaucoup contribué dans le domaine des équations aux dérivées partielles, les équations intégrales, la dynamique des fluides ou encore la géométrie différentielle.

Sa carrière scientifique s'est déroulée en partie en Allemagne et en partie aux Etats-Unis. Il a obtenu sa thèse de Mathématique en 1926 et son habilitation en astronomie mathématique à l'université de Berlin en 1929. En 1931, Hopf est entré au département des mathématiques du Massachusetts Institute of Technology comme professeur assistant. En 1936 Hopf est devenu professeur à l'université de Leipzig. Lui, sa femme Ilse et leur fille Barbara retournent alors en Allemagne, alors dirigée par le parti nazi. Son livre sur la théorie ergodique a principalement été rédigé alors qu'il travaillait au MIT, a été publié en 1937. En 1942 Hopf a travaillé pour l'institut allemand d'aéronautique. En 1944, un an avant la fin de la seconde guerre mondiale, il est nommé professeur à l'université de Munich. En 1947, il retourne aux Etats Unis.

Le 22 février 1949, Hopf devient citoyen américain et rejoint l'université de l'Indiana a Bloomington comme professeur de mathématiques. En 1962, il devient chercheur professeur de mathématiques et le restera jusqu'à sa mort.

Hopf n'a jamais été pardonné d'avoir rejoint l'Allemagne en 1936, alors que le parti nazi était au pouvoir. En conséquence, la plupart de ses travaux sur la théorie ergodique et la topologie a été délaissée ou attribuée à d'autres dans les années qui ont suivi la seconde guerre mondiale. Par exemple, son nom n'apparaît pas dans la version discrète de équations de Wiener–Hopf, souvent appelées filtre de Wiener.

## Alan Lloyd Hodgkin (1914-1998)



FIG. 7.51: *Alan Lloyd Hodgkin.*

Alan Lloyd Hodgkin est né à Banbury, Oxfordshire, le 5 février 1914. Son grand-père, Thomas Hodgkin et son oncle, Robin Hodgkin, étaient historiens et Alan a d'abord hésité entre l'histoire et la science. Très intéressé par l'histoire naturelle il a choisi la biologie et la chimie. Devenu physiologiste et biophysicien britannique, il est lauréat en 1963 du prix Nobel de physiologie et de médecine pour ses travaux en collaboration avec Andrew Huxley sur les bases du potentiel d'action nerveux. Hodgkin et Huxley parlent alors de l'existence de canaux ioniques, ce qui ne sera confirmé que plusieurs dizaines d'années plus tard.

Après sa thèse de doctorat, il est invité dans le laboratoire à l'institut de Rockefeller à New York. Pendant cette période (1937-1938), Hodgkin passe plusieurs semaines à apprendre comment disséquer des axones de calmar. Il revient en 1938 et c'est l'année suivante qu'il a commencé une collaboration avec A. F. Huxley, dont il a eu la chance d'être l'enseignant.

Pendant les premiers mois de la guerre, Hodgkin travaille dans l'aéronautique et sur les radars de bord. Après la guerre, Hodgkin enseigne au laboratoire de physiologie de Cambridge. A. F. Huxley le rejoint quelques mois plus tard et ils continuent leur collaboration commencée avant la guerre. Ils s'intéressent alors aux mécanismes ioniques en cellules vivantes, avec le soutien de plusieurs fondations.

Hodgkin est élu à l'association de la société Royale en 1948 puis au bureau de la Société Royale de 1958 à 1960, au bureau de la recherche médicale de 1959 à 1963 et il devient responsable des affaires étrangères de la Société de physiologie de 1961 à 1967. Il est Président de l'association de Biologie marine à partir de 1966 et Président de la Société Royale à partir de décembre 1970. Parmi les honneurs et titres qui lui sont attribués, on trouve par exemple la Royal Medal de la Société Royale en 1958, Médaille de Copley de la Société Royale en 1965...

Il est mort le 20 décembre 1998.

## Andrew Fielding Huxley (1917-)



FIG. 7.52: *Andrew Fielding Huxley.*

Andrew Fielding Huxley est né à Londres le 22 novembre 1917. Biophysicien et physiologiste anglais, il est lauréat en 1963 avec John Carew Eccles et Alan Lloyd Hodgkin du prix Nobel de Médecine et de Physiologie pour son rôle dans la découverte des mécanismes ioniques de la transmission nerveuse. Il est le petit-fils du scientifique et auteur du dix-neuvième siècle Thomas Huxley, le demi-frère de Julian Huxley, le biologiste et de Aldous Huxley l'écrivain.

Il fait des études de physique, de chimie, de mathématiques et de physiologie. De 1937 à 1938 il fait de l'anatomie, puis de 1938 à 1939, il donne des cours de physiologie. En août 1939 Huxley rejoint Hodgkin au laboratoire de biologie marine de Plymouth où ils réussissent à enregistrer des signaux électriques à l'intérieur d'un axone géant de calmar.

Pendant la première année de guerre, Huxley est étudiant clinicien, mais lorsque l'enseignement médical est stoppé à Londres à cause des attaques aériennes, il change de travail pour des applications plus immédiates et il passe le reste de la guerre à faire des recherches opérationnelles dans l'artillerie.

Huxley devient enseignant au département de physiologie du Trinity College de Cambridge en 1946 et le reste jusqu'en 1960, date à laquelle il devient chef du département de la physiologie à l'University College London. Huxley est élu membre de la Royal Society le 17 mars 1955 et est fait chevalier par la Reine Elizabeth II le 12 novembre 1974. Sir Andrew est ensuite élevé à l'Ordre du Mérite le 11 novembre 1983.

De 1946 à 1951 Huxley travaille la plupart du temps en collaboration avec Hodgkin sur la conduction des nerfs, mais également avec R. Stämflī sur les fibres de nerf myélinisées. En 1952 il s'intéresse à la contraction des muscles et développe un microscope d'interférence pour étudier les muscles striés. Aujourd'hui encore, c'est son sujet de recherche principal, bien qu'il ait fait quelques travaux sur la génération du potentiel d'action.

**Edward Norton Lorenz (1917-2008)**FIG. 7.53: *Edward Norton Lorenz.*

Edward Norton Lorenz est un scientifique américain né le 23 mai 1917 à West Hartford, dans le Connecticut, décédé le 16 avril 2008 à Cambridge (MA). Météorologue au Massachusetts Institute of Technology, il découvre par hasard, en 1963, que l'on peut obtenir un comportement chaotique avec seulement trois variables, soit un système non-linéaire à trois degrés de liberté. Il montre ainsi qu'une dynamique très complexe peut apparaître dans un système formellement très simple.

La sensibilité aux conditions initiales est en effet révélée par le biais de l'instabilité d'un calcul numérique et c'est en 1972 qu'Edward Lorenz présente l'effet papillon devant l'Association Américaine pour le progrès des Sciences avec une célèbre question : "Le battement d'aile d'un papillon au Brésil peut-il déclencher une tornade au Texas?". Mais, surtout, Lorenz exhibe sur son écran d'ordinateur l'image surprenante de son attracteur. Dans ses travaux de mécanique céleste, comme dans son livre *Science et méthode*, Henri Poincaré en avait eu l'intuition, mais il n'avait pas de moyens de calcul à sa disposition. Il faudra ensuite près de quinze ans pour que ces résultats soient compris et assimilés par les scientifiques. Il reçoit en 2004 la Médaille Buys Ballot pour son apport à la météorologie.

## Richard FitzHugh (1922-2007)



FIG. 7.54: *Richard Fitzhugh.*

Richard (Dick) FitzHugh est né le 30 mars 1922 dans le Massachusetts et est décédé le 21 novembre 2007. Étudiant en biologie à l'Université du Colorado, il a obtenu sa thèse de biophysique à l'Université Johns Hopkins. Il a travaillé avec Stephen Kuffler puis Kenneth (Kacy) Cole au National Institutes of Health de Bethesda, jusqu'à sa retraite en 1985.

Alors qu'il travaillait sur des simulations du modèle de Hodgkin-Huxley sur ordinateur, Richard FitzHugh a créé l'un des modèles les plus importants de la dynamique excitable, le modèle de FitzHugh-Nagumo, qui est devenu l'un des outils standards en neurosciences computationnelles, en cardiodynamique mais aussi pour les systèmes de réaction-diffusion et pour bien d'autres domaines des mathématiques appliquées. Beaucoup le considèrent comme le père des neurosciences mathématiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- [1] Afraimovich V.S., Verichev N.N., Rabinovich M.I., *Stochastic synchronization of oscillations in dissipative systems*, Radiophys.Quant.Electron. 29, 795-802, 1986.
- [2] Alligood K.T., Sauer T.D., Yorke J.A., *Chaos, An introduction to dynamical systems*, Textbook in Mathematical Sciences, Springer, 1996.
- [3] Arena P., Fortuna L., Frasca M., La Rosa M., *Locally active Hindmarsh-Rose neurons*, Chaos Sol. and Fract. 27, 405-412, 2006.
- [4] Aziz-Alaoui M.A., *Synchronization of chaos*, Encyclopedia of mathematical physics, Elsevier 5, 213-226, 2006.
- [5] Belykh I., Belykh V., Hasler M., *Hierarchy and stability of partially synchronous oscillations of diffusively coupled dynamical systems*, Physical Review E, V. 62, N 5, 6332-6345, 2000.
- [6] Belykh I., Belykh V., Nevidin K., Hasler M., *Persistent clusters in lattices of coupled nonidentical chaotic systems*, CHAOS, V. 13, 165-178, 2003.
- [7] Belykh V., Belykh I., Hasler M., *Connection graph stability method for synchronized coupled chaotic systems*, Physica D 195, 159-187, 2004.
- [8] Belykh I., Hasler M., Mauret M., Nijmeijer H., *Synchronization and graph topology*, Int. Jour. Bif. Chaos, vol 15, n 11, 3423-3433, 2005.
- [9] Belykh I., De Lange E., Hasler M., *Synchronization of bursting neurons : What matters in the network topology*, Phys. Rev. Lett. 188101, 2005.
- [10] Boccaletti S., Kurths J., Osipov G., Valladares D.L., Zhou C.S., *Synchronization of chaotic systems*, Physics reports 366, 1-101, 2002.
- [11] Checco P., Biey M., Righero M., Kocarev L., *Synchronization and Bifurcation in Networks of Coupled Hindmarsh-Rose Neurons*, Circuits and Systems, IEEE International Symposium, 1541-1544, 2007.
- [12] Corson N., Aziz-Alaoui M.A., *Asymptotic dynamics of the slow-fast Hindmarsh-Rose neuronal system*, Dynamics of Continuous, Discrete and Impulsive Systemes, Series B : Applications and Algorithms 16, 535-549, 2009.

- [13] Corson N., Verdière N., Aziz-alaoui M.A., *Hopf bifurcation of the slow-fast Hindmarsh-Rose system*, soumis à *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 2009.
- [14] Corson N., Aziz-Alaoui M.A., *Complex emergent properties in synchronized neuronal oscillations*, "From System Complexity to Emergent Properties", Springer, Understanding Complex Systems series, Eds. M.A. Aziz-Alaoui and Cyrille Bertelle, pp 243-259, 2009.
- [15] Dhamala M., Jirsa V.K., Ding M., *Enhancement of neural synchrony by time delay*, *The American Physical Society*, 92 (7), 074104-1-074104-4, 2004.
- [16] Dang-Vu H., Delcarte C., *Bifurcations et chaos, une introduction à la dynamique contemporaine avec des programmes en Pascal, Fortran et Mathematica*, Eds Ellipses, Universités - Mécanique, 2000.
- [17] Deriviere S., Aziz-Alaoui M.A., *Estimation of attractors and Synchronization of Generalized Lorenz Systems*, *Dynamics of Continuous, Discrete and Impulsive Systems*. Vol.10(6)b, 833-852, 2003.
- [18] Devaney, R.L., *An Introduction to Chaotic Dynamical Systems, Second Edition*, ABP, Westview Press, 2003.
- [19] Duan L.X., Lu Q.S., *Codimension-two bifurcation analysis in Hindmarsh-Rose model with two parameters*, *Chin. Phy. Lett.* vol. 22 1325-1328, 2005.
- [20] Dutot A., Guinand F., Olivier D. Pigné Y., *GraphStream : A Tool for bridging the gap between Complex Systems and Dynamic Graphs*, EPNACS : Emergent Properties in Natural and Artificial Complex Systems, 2007. <http://graphstream.sourceforge.net/>
- [21] Elble R.J., Koller W.C, *Tremor*, John Hopkins University Press, Baltimore, 1990.
- [22] Elson R.C., Selverston A.I., Huerta R., Rulkov N.F., Rabinovich M.I., Abarbanel H.D.I., *Synchronous behaviour of two coupled biological neurons*, *Phys.Rev.Lett.*, 81(25) :5692-5695, 1998.
- [23] Engel J., Pedley T.A., *Epilepsy : A comprehensive textbook*, Lippincott-Raven, Philadelphia, 1975.
- [24] FitzHugh R., *Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane*, *Biophysical J.* 1, 445-466, 1961.
- [25] Françoise J.P., *Oscillations en biologie, Analyse qualitative et Modèles* Collection Mathématiques et Applications SMAI Springer, Heidelberg, 2005.
- [26] Freund H.-J., *Motor unit and muscle activity in voluntary motor control*, *Physiol.Rev.*, 63(2) :387-436, 1983.

- 
- [27] Fujii H., Tsuda I., *Itinerant dynamics of class I\* neurons coupled by gap junctions*, Cortical Dynamics, eds. Erdi, P., Esposito, A., Marinaro, M., Scarpetta, S. Lecture Notes in Computer Science, Vol. 3146 (Springer-Verlag), 140-160, 2004.
- [28] Fujisaka H., Yamada T., *Stability theory of synchronized motion in coupled-oscillator systems*, Prog.Theor.Phys. 69 (1), 32-47, 1983.
- [29] Fujisaka H., Yamada T., *Stability theory of synchronized motion in coupled-oscillator systems III*, Prog.Theor.Phys. 72 (5), 885-894, 1984.
- [30] Gonzalez-Miranda J.M., *Complex bifurcation structures in the Hindmarsh-Rose neuron model*, Int. J. Bif. Chaos vol. 17, 9, 3071-3083, 2007.
- [31] Gray C.M., Konig P, Engel A.K., Singer W., *Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties*, Nature, 338 :334-337, 1989.
- [32] Guckenheimer J., Holmes P., *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Springer-Verlag New York Inc, 2002.
- [33] Guckenheimer J., Tien J.H., Willms A.R., *Bifurcations in the fast dynamics of neurons : Implications for bursting*, 1-33, 2004.
- [34] Hassard B.D., Wan Y.H., *Bifurcation formulae derived from center manifold theory*, J. Math. Anal. Appl. 63, 297-312, 1978.
- [35] Hassard B.D., Kazarinoff N D., Wan Y.H., *Theory and Applications of Hopf bifurcation*, London Mathematical Society Lecture Note Series 41, London, 1981.
- [36] Heagy J.F., Pecora L.M., Carroll T.L., *Short Wavelength Bifurcations and Size Instabilities in Coupled Oscillator Systems*, Phys. Rev. Lett. 74, 4185 - 4188, 1995.
- [37] Hille B., *Ionic channels of excitable membranes, second edition*, Sinauer associates inc., 1992.
- [38] Hindmarsh J.L., Rose R.M., *A model of the nerve impulse using two first-order differential equations*, Nature vol. 296, 162-164, 1982.
- [39] Hindmarsh J.L., Rose R.M., *A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations*, Proc. R. Sc. Lond. B221, 87-102, 1984.
- [40] Hindmarsh J., Cornelius P., *The development of the Hindmarsh-Rose model for bursting*, chapter 1, Bursting, The genesis of rythm in the nervous system, World Scientific, Eds. S. Coombes and P.C. Bressloff, 2-18, 2005.
- [41] Hirsch M.W., Smale S., Devaney R.L., *Differential Equations, Dynamical systems and an introduction to chaos*, Elsevier Academic Press, 2003.
- [42] Huerta R., Rabinovich M.I., Abarbanel H.D.I., Bazhenov M., *Spike-train bifurcation in two coupled chaotic neurons*, Physical Review Letter E 55 (3), R2108-R2110, 1997.

- [43] Huygens C. (Hugenii), *Horologium oscillatorium sive de motu pendulorum ad horologia aptato demonstrationes geometricae*, Parissis, Muguet (France), 1973, traduction anglaise *The pendulum clock*, Iowa State University Press, Ames, 1986.
- [44] Hodgkin A.L., Huxley A.F., *A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve*, J. Physiol 117, 500-544, 1952.
- [45] Innocenti G., Morelli A., Genesio R., Torcini A., *Dynamical phases of the Hindmarsh-Rose neuronal model : Studies of the transition from bursting to spiking chaos*, Chaos 17, 043128 1 - 043128 11, 2007.
- [46] Izhikevich E.M., *Which model to use for cortical spiking neurons*, IEEE Trans. on Neuron Net. 15 (5), 1063-1070, 2004.
- [47] Izhikevich E.M., *Dynamical systems in Neuroscience*, MIT Press, Cambridge, 2007.
- [48] Jiang Y., Sun J., *Shilnikov homoclinic orbits in a chaotic system*, Chaos Solitons and Fractals, 32, 150-159, 2007.
- [49] Kopell N., Ermentrout G.B., *Mechanisms of phase-locking and frequency control in pairs of coupled neural oscillators*, "Handbook of Dynamical Systems Volume 2", Elsevier North-Holland, eds B. Fielder, 3-54, 2002.
- [50] Koshita N., Smith J.C., *Neuronal pacemaker for breathing visualized in vivo*, Nature, 400 :360-363, 1997.
- [51] Kuznetsov Y.A., *Elements of Applied Bifurcation Theory, Third Edition*, Applied Mathematical Sciences 112, Springer, 2004.
- [52] Lü J., Zhou T., Chen G., Zhang S., *Local bifurcation of the Chen system*, Int. J. Bif. Chaos vol. 12, 10 (2002) 2257-2270.
- [53] MacQueen J.B., *Some Methods for classification and Analysis of Multivariate Observations*, Proceedings of 5-th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, Berkeley, University of California Press, 1 :281-297 , 1967.
- [54] Morris C., Lecar H., *Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber*, Biophys. J. 35, 193-213, 1981.
- [55] Nagumo J., Arimoto S., and Yoshizawa S., *An active pulse transmission line simulating nerve axon*, Proc IRE. 50, 2061-2070, 1962.
- [56] Nikolov S., *An alternative bifurcation analysis of the Rose-Hindmarsh model*, Chaos Solitons and Fractals 23, 1643-1649, 2005.
- [57] Odibat Z., Corson N., Aziz-Alaoui M.A., Bertelle C., *Synchronization of chaotic fractional-order systems via linear control*, accepté dans International Journal of Bifurcation and Chaos, 2009.

- 
- [58] Oud T.W., *Synchronization in an ensemble of Hindmarsh-Rose oscillators : using the control-theory in neuroscience*, report, 2004.
- [59] Pecora L.M., Carrol T.L., *Synchronization in chaotic systems*, Phys. Rev. Lett. 64, 821-824, 1990.
- [60] Pecora L.M., Carrol T.L., *Master stability functions for synchronized coupled systems* Phys. Rev. Lett. 80, 2109-2112, 1998.
- [61] Pikovsky A., Roseblum M., Kurths J., *Synchronization, a universal concept in non-linear sciences*, Cambridge : Cambridge University Press, 2001.
- [62] Raffone A., Van Leeuwen C., *Dynamic synchronization and chaos in an associative neural network with multiple active memories*, American Institute of Physics 13 (3), 1-15, 2003.
- [63] Rose R.M., Hindmarsh J.L., *A model of a thalamic neuron*, Proc. R. Soc. Lond. B225, 161-193, 1985.
- [64] Rulkov N.F., Sushchik M.M., Tsimring L.S., and Abarbanel H.D.I., *Generalized synchronization of chaos in directionally coupled chaotic systems*, Phys. Rev. E, v.51, 980-994, 1995.
- [65] Shi X., Lu Q.S., *Complete synchronization of coupled Hindmarsh-Rose neurons with ring structure*, Chinese Review Letter, 21 (9), 1695-1698, 2004.
- [66] Shi X., Lu Q.S., *Firing patterns and complete synchronization of coupled Hindmarsh-Rose neurons*, Physical Chinese Society, 14 (1), 77-85, 2005.
- [67] Shilnikov A.L., Rulkov N.F., *Origin of chaos in a two-dimensional map modeling spiking-bursting neural activity*, International Journal of Bifurcation and Chaos 13 (11), 3325-3340, 2003.
- [68] Singer W., Gray C.M., *Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis*, Annu. Rev. Neurosci., 18 555-586, 1995.
- [69] Singer W., *Striving for coherence*, Nature, 397(4) 391-393, 1999.
- [70] Steur E., *Parameter estimation in Hindmarsh-Rose neurons*, report, 2006.
- [71] Stopfer M., Bhagavan S., Smith B.H., Laurent G., *Impaired odour discrimination on desynchronization of odour-encoding neural assemblies*, Nature, 390, (6) 70-74. 1997.
- [72] Steinmetz P., Roy A., Fitzgerald P.J., Hsiao S.S., Johnson K.O., Niebur E., *Attention modulates synchronized neuronal firing in primate somatosensory cortex*, Nature 404 (9), 187-190, 2000.
- [73] Stern E.A., Jaeger D., Wilson C.J., *Membrane potential synchrony of simultaneously recorded striatal spiny neurons in vivo*, Nature 394, 475-478, 1998.

- [74] Tsuda I., Fujii H., Tadokoro S., Yasuoka T., Yamaguti Y., *Chaotic itinerancy as a mechanism of irregular changes between synchronization and desynchronization in a neural network*, J. Integr. Neurosci. 3, 159-182, 2004.
- [75] Tsuji S., Ueta T., Kawakami H., Fujii H., Aihara K., *Bifurcation in two-dimensional Hindmarsh-Rose type model*, International Journal of Bifurcation and Chaos 17 (3), 985-998, 2007.
- [76] Verhulst F., *Nonlinear Differential Equations and Dynamical Systems, Second Edition*, Universitext, Springer, 1996.
- [77] Wang H.X., Lu Q.S., Wang Q.Y., *Complete synchronization in coupled chaotic HR neurons with symmetric coupling schemes*, Chinese Review Letter 22 (9), 2173-2175, 2005.
- [78] Wang Q., Chen Y., *Generalized Q-S (lag, anticipated and complete) synchronization in modified Chua's circuit and Hindmarsh-Rose systems*, Applied Mathematics and computation, 181, 48-56, 2006.
- [79] Williams G.P., *Chaos Theory Tamed*, Taylor and Francis, 1997.
- [80] Wu C., Chua L., *On a conjecture regarding the synchronization in an array of linearly coupled dynamical systems*, IEEE Transactions on Circuits and Systems I Fundamental theory and Applications 43, 161-165, 1996.
- [81] Wu Y., Xu J., He D., Earn D.J.D., *Generalized synchronization induced by noise and parameter mismatching in Hindmarsh-Rose neurons*, Chaos Solitons and Fractals, 23, 1605-1611, 2005.
- [82] Yamada T., Fujisaka H. *Stability theory of synchronized motion in coupled-oscillator systems*, Progress of Theoretical Physics 70, 1240-1248, 1983.
- [83] Yu H., Peng J., *Chaotic synchronization and control in nonlinear-coupled Hindmarsh-Rose neural systems*, Chaos Solitons and Fractals, 29, 342-348, 2006.
- [84] Zhou T., Chen G., Yang Q., *Constructing a new chaotic system based on the Shilnikov criterion*, Chaos Solitons and Fractals, 19, 985-993, 2004.
- [85] Zhou X., Wu Y., Li Y., Wei Z., *Hopf bifurcation of the Liu system*, Chaos Solitons and Fractals, 36, 1385-1391, 2008.

# INDEX

<b>A</b>	
Alan Lloyd Hodgkin .....	13
Andrew Fielding Huxley .....	13
Attracteurs .....	180
<b>B</b>	
Bifurcation (Fourche) .....	205
Bifurcation (Hopf) .....	206
Bifurcation (Pli) .....	204
Bifurcation (Transcritique) .....	204
Bifurcation Hopf (2D) .....	37
Bifurcation Hopf (3D) .....	65
Bifurcations .....	193
Bifurcations (diagrammes) .....	52
Bursting .....	52
<b>C</b>	
Canal ionique .....	12
<b>E</b>	
Edward Norton Lorenz .....	215
<b>F</b>	
FitzHugh (Richard) .....	216
Fitzhugh-Nagumo (modèle) .....	24
Formes normales .....	195
<b>H</b>	
Hindmarsh-Rose (modèle 1982) .....	26
Hindmarsh-Rose (modèle 1984) .....	28
Hodgkin (Alan Lloyd) .....	213
Hodgkin-Huxley (modèle) .....	20
Homocline (orbite) .....	80
<b>L</b>	
Hopf (Eberhard) .....	212
Huxley (Andrew Fielding) .....	214
<b>M</b>	
Lyapunov (Aleksandr Mikhailovich) .....	211
Lyapunov (exposants conditionnels) .....	97, 98
Lyapunov (exposants) .....	182
Lyapunov (fonction) .....	113
<b>N</b>	
Neurone .....	7
<b>P</b>	
Période réfractaire .....	14
Poincaré (Jules Henri) .....	209
Poincaré (section) .....	181
Potentiel d'équilibre .....	15
Potentiel d'action .....	11
Potentiel de membrane .....	10
Potentiel de repos .....	10, 11
<b>S</b>	
Spiking .....	52
Stabilité .....	183
Synapse .....	91
Synchronisation .....	93
Synchronisation (chaos) .....	95

Synchronisation complète ..... 97  
Synchronisation de burst ..... 143  
Synchronisation généralisée ..... 107  
Synchronisation identique ..... 97  
Synchronisation identique bidirection-  
nelle.....103  
Synchronisation identique unidirection-  
nelle.....102

**V**

Variété de synchronisation et stabilité104  
Variété centrale.....187  
Variété de synchronisation.....96